

Fondation Singer-Polignac

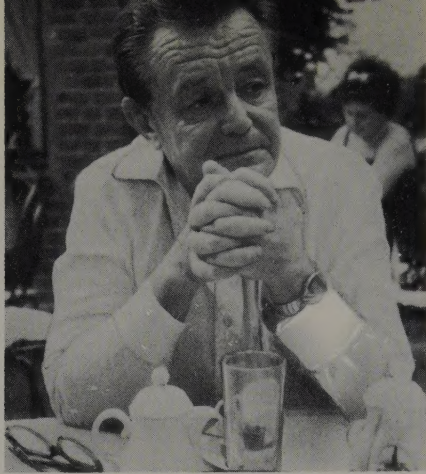
Pierre Jolivet

LES FOURMIS ET LES PLANTES

Un exemple de Coévolution



Boubée



Docteur ès Sciences de l'Université de Paris, l'auteur, entomologiste et biologiste, directeur du projet de Protection des Plantes, est particulièrement au courant des problèmes de myrmecophilie des plantes. Il a eu l'occasion d'en rencontrer souvent au cours de ses nombreux voyages d'études dans les Tropiques, de l'Asie, l'Afrique et du Nouveau Monde souvent pour le compte des Organisations spécialisées des Nations Unies, parfois pour des organismes de recherche. L'auteur a aussi enseigné la biologie et l'entomologie dans des Universités asiatiques et a aussi été étroitement en contact avec la faune et la flore tropicale.

Le sujet du livre est neuf et n'a pratiquement pas été traité sous la forme d'une synthèse depuis une cinquantaine d'années et encore le texte traitait surtout de la flore africaine.

PIERRE KURAT

LES FOURMIS ET LES PLANTES

Éditions de la Librairie

LES FOURMIS
ET LES PLANTES

Éditions de la Librairie
de la Librairie

Éditions de la Librairie
de la Librairie

Éditions de la Librairie
de la Librairie

Autres ouvrages de l'auteur

- Recherches sur l'Aile des Chrysomeloidea (Coleoptera) *Inst. R. Sc. Nat. Belgique, Memoires* (2) 51 : 180 pp., 20 pls., 1957, (2) 58 : 152 pp., 20 pls., 1959.
- Les Chrysomeloidea (Coleoptera) des Iles Baléares. *Inst. R. Sc. Nat. Belgique, Mémoires* (2) 50 : 88 pp., 3 pls., 1953.
- Chrysomelidae : Orsodacninae — Donaciinae *Coleopterorum Catalogus Suppl. Dr. W. Junk ed., La Haye* 51 (3) : 16 pp., 1957; 51 (2) : 71 pp., 1970.
- Les Insectes et l'Homme. *Presses Universitaires de France, Coll. Que sais-je ? 1833* : 128 pp., 1980.
- Insectes et Plantes *Numéro Spécial Soc. Linn. Lyon*, 148 pp., 1983.
- Insects and plants, *Flora and Fauna Publications, Gainesville, USA*, 220 pp., 29 figs., 1985.

FONDATION SINGER-POLIGNAC

PIERRE JOLIVET

Docteur ès-Sciences
Directeur de Projet Protection des Plantes
Expert des Organisations spécialisées des Nations Unies

LES FOURMIS ET LES PLANTES

Un exemple de Coévolution

Préface de M. le Professeur R. Schnell
Correspondant de l'Institut

Illustré de 45 figures en noir et 33 photos en couleurs

SOCIÉTÉ NOUVELLE DES ÉDITIONS BOUBÉE
11, place Saint-Michel — Paris 6^e

—
1986

LES FOURMIS ET LES PLANTES

ISBN : 2-85004-046-0

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés,
réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

© Boubée et Fondation Singer Polignac, Paris, 1986

« A non-adaptative character is a character not properly understood »

Norman F. HUGHES

« L'instinct héréditaire des Fourmis leur permet de vivre sans chefs, sans guides, sans police et sans lois dans une anarchie admirablement coordonnée; les humains en sont absolument incapables, sans retomber immédiatement dans un banditisme triomphateur qui les force alors à s'asservir de nouveau sous des chefs ».

Auguste Forel, le Monde Social des Fourmis, vol. 5, p. 155
Citation empruntée au Musée de Genève.

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE
QUI AURAIT EU TANT DE PLAISIR A LIRE CE LIVRE

AVANT-PROPOS

Le texte qui suit a été écrit de la main même de Mr. Grassé un mois et demi avant sa mort. Nous le donnons dans son intégralité :

Le manuscrit du livre que M. Pierre Jolivet présente à la Fondation Singer-Polignac traite un sujet biologique peu banal et plein d'intérêt. Il concerne les étranges rapports qui s'établissent entre des Insectes, surtout des Fourmis, avec les Végétaux. Il ne s'agit pas de relations d'ordre alimentaire, sujet important qui ressort avant tout de la compétence des chimistes et qui a donné lieu à de très nombreux travaux et à la publication de livres spécialisés.

M. Jolivet fouille un tout autre domaine : celui des plantes myrmécophiles. Ces plantes possèdent des organes très particuliers allant de l'épine creuse en passant par le cornet à nectar pour aboutir à la galle spécialisée. Les Fourmis concernées ne sauraient vivre sans ces plantes, elles leurs sont strictement inféodées, non dans tous les cas mais dans un très grand nombre d'entre eux. Les rapports avec la plante myrmécophile sont inscrits dans le programme génétique de l'espèce au même titre qu'un caractère anatomique, une particularité physiologique.

L'origine de ces rapports intrigue l'évolutionniste. Sont-ils le fruit d'un alea ou celui de deux évolutions parallèles et coordonnées. L'une et l'autre de ces explications, l'une et l'autre fondées sur l'hypothèse, ont leurs partisans et leurs détracteurs.

Dans l'état actuel, il est bien difficile d'opter pour le hasard ou pour l'évolution ordonnée. C'est ce qui ressort clairement du texte de M. Pierre Jolivet.

En conclusion, le manuscrit présenté à la Fondation a exigé un grand travail d'érudition, mais M. Pierre Jolivet, en tant que naturaliste et observateur, lui a donné une forme et un fond originaux, qui lui confère un attrait, un intérêt manquant à beaucoup de livres de biologie.

Pierre P. GRASSÉ
Membre de l'Institut
20 mai 1985

PRÉFACE

Depuis les observations de Spruce dans la forêt amazonienne (1869) et la formulation par Belt d'une théorie symbiotique de la myrmécophilie (1874), très nombreux sont les travaux qui ont été publiés sur les multiples, et parfois étranges, relations qui existent entre les fourmis et les plantes. Aussi faut-il savoir gré à M. Pierre Jolivet de présenter maintenant au public une vaste synthèse concernant ces relations. Excellent entomologiste, M. Jolivet était parfaitement désigné pour réaliser un tel travail. Ses nombreux voyages et séjours, le mettant en contact avec des flores et des végétations très diverses, — en Afrique, en Asie, en Nouvelle-Guinée, en Amérique, — lui ont fourni une ample matière et une très riche documentation, qui le qualifient tout particulièrement pour tracer un tableau d'ensemble des relations entre les fourmis et les plantes.

Très variées sont ces relations, et M. Jolivet en fait une énumération descriptive et critique. Il y a d'abord des nids de fourmis cousus par les *Oecophylles* dans les feuilles des arbres, et aussi les jardins de fourmis décrits en Amazonie. On peut citer aussi les fourmis coupeuses de feuilles, qui, dans la sylvie amazonienne, regagnent en procession leur nid, chacune portant un fragment de feuille plus grand qu'elle, — ce qui est un spectacle saisissant. Des relations existent aussi entre certaines fourmis et des champignons. Il convient aussi de citer le cas des fourmis qui viennent sur les glandes foliaires (nectaires extra-floraux) de nombreuses plantes. Enfin des relations précises, souvent étroites, existent entre diverses fourmis et des cavités de la plante, où elles logent.

La « myrmécophilie » des plantes comporte deux aspects fondamentaux, d'une part l'hébergement des fourmis dans des cavités foliaires ou caulinaires (ce que l'on a pu appeler « myrmécodomie »), et d'autre part leur nutrition, à partir de corpuscules ou de sécrétions. Mais il y a aussi des cas où les fourmis colonisent des plantes sans que celles-ci possèdent de structures spécialisées ; il s'agit par exemple de la masse racinaire de certains épiphytes. On arrive là à la limite de la myrmécophilie et du concept de « myrmécophytes ».

C'est surtout en pays tropicaux que se rencontre une grande diversité de comportements des fourmis. Ceci est sans doute à la fois la conséquence de la richesse (taxonomique et morphologique) des flores tropicales, et celle du climat, corrélatif de l'absence de fourmières édifiées sur le sol. Mais on peut citer cependant des exemples en pays tempérés, — comme les glandes pétiolaires des cerisiers, sur lesquelles des fourmis viennent recueillir la sécrétion sucrée.

La myrmécophilie est l'un des aspects les plus remarquables des relations entre les fourmis et les plantes, et l'auteur, à juste titre, développe particulièrement cette question.

Nous avons rappelé plus haut qu'en pays tropicaux certaines plantes ligneuses, qualifiées de myrmécophiles, hébergent des fourmis dans des cavités foliaires ou caulinaires. Parfois le lien est étroit entre une espèce de fourmi et une plante. Il existe également des relations trophiques : les fourmis se nourrissent grâce à certaines structures de la plante : glandes foliaires, corpuscules de Belt, etc. Il arrive, — comme chez les *Cecropia*, arbres américains —, que la plante fournisse à la fois le gîte

(dans ses rameaux creux) et la nourriture, — du moins partiellement. Ce cas des *Cecropia* a été particulièrement développé par les auteurs de la seconde moitié du siècle précédent.

Les fourmis dendrophiles, souvent, sont agressives, ce qui illustre la « symbiose » ; si on touche à la plante, les fourmis sortent par centaines et mordent l'importun. En certaines régions, par exemple, les *Acacia* qui hébergent des fourmis dans leurs stipules creuses ont leur feuillage intact, protégé de la prédation par les herbivores.

On conçoit qu'on ait pu, pour la myrmécophilie, parler d'une symbiose. Et ceci, aussitôt, évoque l'idée d'une coévolution.

Mais il y a des cas où les fourmis hébergées ne sont nullement agressives. Y a-t-il eu quand même une coévolution, peut-être avec d'autres espèces de fourmis, antérieurement au peuplement actuel ?

Toujours est-il que s'est posé le problème de l'origine des structures myrmécodomes, abritant les fourmis. Ces structures sont préformées, génétiquement déterminées ; elles se réalisent même en l'absence totale de fourmis. Une origine lamarckienne ne paraît pas non plus à retenir.

On est ainsi amené à poser le problème de la signification des cavités à fourmis dans le cadre de la morphogenèse de la plante. Il est remarquable de constater que les myrmécodomaties foliaires se trouvent à la base du limbe. Même les domaties apparemment pétiolaires de certains *Tococa* américains sont en réalité laminaires, — comme le montrent à la fois l'ontogénie et le fait que leur ouverture se trouve à la base du limbe.

Ainsi paraît se dégager l'idée d'une polarité du limbe (que l'on retrouve dans d'autres domaines) : les poches foliaires sont à la base du limbe. Couramment (et c'est le cas des Mélastomacées et Sterculiacées myrmécophiles), l'ouverture des poches se trouve à l'aisselle des nervures latérales basilaires.

Ceci amène à rappeler d'autres structures, — dont l'excellent ouvrage de M. Jolivet fait mention. Un schéma rappelant la myrmécophilie fut imaginé par Lundstroem (1887), non pour des insectes, mais à propos d'Acariens. Cette théorie fut reconnue fausse, — les Acariens n'ayant aucune utilité pour la plante, et n'étant que sporadiquement présents, — mais les « acarodomaties » gardèrent leur nom. Leur situation à l'aisselle des nervures latérales rappelle celle de certaines myrmécodomaties. Un passage entre les deux types de structures s'observe même chez une Sterculiacée africaine (*Cola marsupium*), le long du gradient morphologique de la feuille : les myrmécodomaties, grandes, se trouvent à l'aisselle des nervures basilaires ; plus haut, à l'aisselle des nervures, on trouve des cavités de plus en plus petites, — jusqu'à avoir l'aspect d'acarodomaties. Ces formations amènent à poser la question du déterminisme morphogénétique de ces formations axillaires, ou même peut-être de leur signification dans la phylogénie de la feuille.

Tous ces aspects des relations entre les fourmis et les plantes sont exposés par M. Jolivet, qui nous présente ainsi une synthèse magistrale. Son ouvrage intéressera non seulement le grand public, mais aussi les biologistes, — entomologistes et botanistes principalement. Il est très certainement appelé à un brillant succès.

R. SCHNELL,

Correspondant de l'Institut.

INTRODUCTION

Dans un livre précédent, consacré aux Insectes et aux Plantes et à leur évolution parallèle, ce que l'on a récemment appelé leur coévolution, nous avons écrit plusieurs chapitres sur les relations Plantes et Fourmis. Il y a le problème des fourmis champignonnistes, les *Atta* notamment, qui cultivent un champignon souterrain et s'en nourrissent. Ces Cryptogames sont cultivés, soignés, fertilisés, modifiés par les fourmis, mais ne constituent pas une adaptation du champignon, *mais bien une culture raffinée* de la part des fourmis. Ce sujet qui a fait l'objet de multiples recherches ne sera guère abordé ici. Nous insisterons par contre, sur les plantes supérieures réellement myrmécophiles, c'est-à-dire vivant avec les fourmis, les hébergeant et profitant de leur présence, leur fournissant à l'occasion un logement préfabriqué ou non et quelquefois la nourriture.

C'est l'Amérique Tropicale et l'Asie du Sud-Est qui ont présenté les plus belles adaptations, mais des cas intéressants se rencontrent aussi dans la région éthiopienne, c'est-à-dire l'Afrique, au Sud du Sahara. Aucune plante myrmécophile n'est connue dans les régions septentrionales du globe, la zone holarctique, bien qu'elles s'adaptent parfaitement au froid au-dessus du « tree line » dans les montagnes tropicales. Là, les épiphytes deviennent terricoles, comme en Nouvelle-Guinée, mais elles y jouissent d'un climat constant qui ne descend guère la nuit au-dessous de 0° celsius. Le froid hivernal a empêché de telles adaptations en zone tempérée.

La fonction myrmécophile, comme on l'a définie autrefois, est certainement la plupart du temps une association à bénéfices réciproques, une réelle symbiose, bien qu'à plusieurs reprises sous l'influence d'une philosophie douteuse, certains auteurs on cru bon de discuter une évidence généralement acceptée de nos jours. L'association profite indubitablement à la plante et à la fourmi. Les modalités de cette association seront étudiées plus loin.

Sur la route de la myrmécophilie des Phanérogames et des Cryptogames Vasculaires, les plantes à pseudonectaires, les jardins suspendus de fourmis, sont des associations parfois précises et efficaces. Parfois les fourmis ne protègent pas du tout la plante qu'elles exploitent. Il est curieux de constater que la myrmécophilie est assez régulièrement répartie chez les Plantes supérieures : peu de Monocotylédones, de nombreuses Dicotylédones et, chez les Cryptogames Vasculaires, seulement quelques Fougères néotropicales et asiatiques. Rien chez les Gymnospermes, dont les morphologie n'offre que peu de possibilités aux fourmis. Bien que certains auteurs aient cru voir dans la sécrétion de résine des pins (l'Ambre de la Baltique ou d'ailleurs) un moyen de défense pour engluier les insectes dont les fourmis, il ne s'agit là que d'une relation négative.

La sélection a dû être longue, les adaptations diverses, mais quelquefois parfaites, souvent partielles et inconstantes. Quand l'association est lâche, la plante peut très bien se développer dans la nature sans fourmis. Si l'association est étroite, les plantes de serres dépourvues de fourmis se développent difficilement et restent petites (*Myrmecodia*, *Hydnophytum*).

En conclusion, l'origine de ces adaptations reste un mystère. Elle a dû être aussi diverse que les familles de plantes concernées. L'évolution a pu être progressive et « parallèle », elle a pu aussi parfois commencer par une occupation d'un logis préexistant et ayant auparavant une autre fonction (préadaptation). De toute façon,

les fourmis ayant la tendance connue d'occuper toute cavité disponible, des espaces libres comme ceux d'un tubercule de Rubiacée épiphyte n'ont pas dû rester longtemps vacants. On le voit bien aussi par le fait que outre les fourmis habituelles, les *Iridomyrmex*, un tubercule de Rubiacée devient parfois un nid mixte de nombreuses espèces. Dans une région différente, il est parfois occupé par des espèces normalement non associées aux plantes.

Le sujet a fait l'objet de nombreuses études anciennes et récentes, de travaux spécialisés nombreux, mais jamais d'une étude d'ensemble.

Nous espérons que cette revue, bien imparfaite du fait qu'elle a été réalisée loin de la documentation habituelle et parfois sans possibilités d'investigations précises, apportera quand même suffisamment de données sur le sujet. Les observations originales de l'auteur ont été surtout réalisées en Thaïlande, Bornéo, Malaisie, en Nouvelle Guinée, en Afrique, et un peu en Amérique Tropicale.

Pour terminer, rappelons que l'auteur n'est pas un myrmécologiste professionnel, ou un botaniste mais un Coléoptériste, et qu'il n'a pas la prétention de tout connaître. Il s'excuse donc des imperfections du texte conçu au cours de ses voyages et parfois loin de toute documentation, documentation qu'il a cependant patiemment accumulée au cours des années mais qui n'était pas toujours disponible au bon moment.

A noter que dans ce texte, le terme de « parabiose » est employé au sens de Forel (1898) c'est-à-dire qu'il signifie la réunion dans la même fourmilière de deux ou plusieurs espèces de fourmis vivant en bonne entente.

Bangkok, le 4 octobre 1982

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE DES PLANTES A FOURMIS

Les relations des Plantes et des Fourmis n'ont été découvertes que progressivement. A cela plusieurs raisons : ces associations particulières manquent presque totalement dans les pays tempérés de l'Hémisphère Nord et il fallut attendre l'époque de Linné et des études systématiques sérieuses. Aucune mention des myrmécophytes n'est connue dans l'antiquité mais les explorations du monde tropical étaient à cette époque pratiquement inexistantes. Simplement la Bible et le Talmud mentionnent les fourmis moissonneuses et les montrent en exemple aux hommes.

Une des premières mentions de myrmécophytes vient de Francisco Hernandez en 1651 qui décrit et figura le Huitzmamaxalli ou Arbor (*Acacia*) cornigera des Aztèques. Hernandez crut que les épines engendraient les fourmis : « generantur praeterea intra corniculas formicae quaedam tenues fulvaeque et nigricantes ».

Une mention très ancienne des *Cecropia* de l'Amérique tropicale vient de Marcgravius (1648) qui cite la présence constante des fourmis dans les cavités de la tige.

Ce n'est donc qu'en 1750 qu'un Hollandais du nom de Rumphius signale les Rubiacées épiphytes myrmécophiles de l'Indonesie, qu'il attribue d'ailleurs à la génération spontanée. Voici, en effet, ce qu'il écrit, cité par Treub (1882) : « C'est une singulière création de la Nature qui provient sans père et sans mère... Car on sait que ces plantes proviennent de la substance des nids de fourmis, où il n'y a pu avoir de graine auparavant et cependant chaque fourmilière forme une plante à part ». Rumphius continue sa curieuse théorie en mentionnant deux formes du « nidus germinans » qu'il a découvert à Java, à savoir le « nidus germinans formicarum rubrarum » (*Myrmecodia*) et le « nidus germinans formicarum nigrarum » (*Hydnophytum*). Comme je l'écrivais dans un article antérieur (P. Jolivet, 1973), ces vues fantaisistes ne furent pas partagées par Jack qui, en 1825, décrit les deux genres. Ceux-ci correspondent bien à une observation courante : les *Iridomyrmex* des *Myrmecodia* sont rouges et les fourmis dominantes des *Hydnophytum* sont souvent noires, mais cela n'est pas la règle absolue cependant.

Après Rumphius et ses idées particulières, tous les auteurs successifs ont compris et plus ou moins correctement interprété les relations plantes-fourmis mais évidemment ils ont tous été influencés par les théories philosophiques de leur époque. Comme l'écrit d'ailleurs Schnell (1970), c'est seulement dans la seconde moitié du XIX^e siècle que l'attention des botanistes fut attirée par les relations entre les plantes et les fourmis, ceci grâce notamment aux voyages des Naturalistes en Amazonie (Bates, Spruce, Belt, etc.) et en Asie Tropicale.

Même après Rumphius, les idées de Jack (1825) sont encore entachées d'erreurs. Pour lui, ce sont les fourmis qui creusent les tubercules des Rubiacées épiphytes : « le tubercule est généralement habité par les fourmis et creusé par elles en de nombreux passages tortueux ». C'est évidemment faux, car les passages intérieurs des tubercules préexistent aux fourmis depuis la cavité originelle de la plantule. Beaucoup plus tard, en 1872, ces idées erronées sont encore propagées par Caruel et quelques autres.

1870, c'est l'époque des voyageurs naturalistes qui parcourent le monde des Tropiques et, soit botanistes, soit zoologistes ou géographes, rapportent leurs observations et décrivent les espèces nouvelles d'animaux et de plantes.

Il est évident que Bates (1863) prétendait que les Attini tapissaient leurs nids de feuilles comme les Megachiles et c'est seulement Belt (1874) qui réalisa que ces fourmis cultivaient les champignons sur un compost de feuilles coupées et lacerées.

Belt (1874) racontant ses voyages au Nicaragua parle longuement des Acacias américains et de leurs fourmis agressives. Il fut un des premiers à mentionner une théorie symbiotique cohérente : les fourmis ont un rôle défensif certain et la plante leur fournit gîte et nourriture. Comme l'écrivit Belt : « Ces fourmis forment une armée défensive efficace qui empêche les mammifères de brouter les feuilles et les protège des attaques d'un ennemi encore plus dangereux, les fourmis coupe-feuilles. En échange de ces services, les fourmis non seulement sont logées en toute sécurité par la plante, mais elles reçoivent aussi une large quantité de nourriture ». Belt ensuite décrit les glandes à sucre élargies des feuilles et les corpuscules nutritifs que l'on appellera plus tard « beltiens », qu'il compare à une poire dorée.

À l'époque de Belt, la théorie symbiotique eut beaucoup de succès et fut particulièrement développée par Delpino (1880). Le terme de « fonction myrmécophile » est de ce dernier auteur que l'on compara autrefois à la « fonction acarophile » des plantes à Acariens, mais ce dernier cas est plus discutables. En gros, la fonction myrmécophile fut définie lorsque la plante fournissait un abri (myrmécophytes vrais) ou un aliment, étendant le cas un peu abusivement à notre avis aux plantes possédant des nectaires extrafloraux.

Comme le rapporte aussi Schnell (1970), cette conception des rapports fourmis/plantes a été aussi reprise par Schimper (1898).

Les *Cecropia*, ces Moracées néotropicales, ont aussi influencé les théories symbiotiques de la myrmécophilie : fourmis hébergées dans les cavités de la tige, nourriture sous forme de corpuscules mülleriens en échange de la défense active contre les *Atta* et autres mangeurs de feuilles, le nettoyage des plantes parasites, la fourniture d'azote grâce aux déchets, etc... Cette théorie de Müller (1893) est confirmée plus tard par Lieske (1914) et d'autres auteurs, critiquée par d'autres qui nieront totalement le finalisme de l'association.

Spruce (1869) constata que les plantes myrmécophiles sont abondantes dans la mangrove et les forêts inondables, c'est-à-dire associées à un sol pauvre en azote. Il est un fait que les Rubiacées épiphytes, par exemple, se rencontrent surtout en Asie en mangrové, dans les zones défrichées de moyenne altitude sur des plantes sèches où elles vivent pratiquement sans sol suspendu, sur des sols de tourbière d'altitude en haute montagne. La déficience en azote est un facteur commun à tous ces habitats.

Quant à la raison et l'origine de la myrmécophilie, elle suscita des interprétations d'abord lamarckiennes, parfois fantaisistes, mais qui évoluèrent rapidement. Spruce, puis Beccari (1884) considèrent les domaties comme étant des formations fixées et héréditaires, résultant de l'action lente et continue des fourmis. Chodat et Carisso (1920) ont émis la théorie, d'ailleurs fautive, de l'origine gallicolle de la myrmécophilie. Il est certain que la présence des fourmis entretient le développement des myrmécophytes mais cela est dû plus à l'enrichissement en azote qu'en une vague excitation des tissus. Wildeman (1921) reconnaît que les fourmis peuvent habiter en certains cas des galles vides, mais il a été amplement démontré que toutes les structures myrmécophytes sont préformées, tant pour les *Acacia* que pour les autres plantes. Même dans le cas des *Clerodendrum* que nous avons personnellement étudiés (Jolivet 1983-1985), il y a eu confusion par Bequaert entre galles naturelles, particulièrement abondantes dans le genre et jamais habitées par les fourmis, et tiges creuses anciennes toujours habitées par les fourmis quand la moelle se dissout dans la plante vieillissante.

Étant donné la tendance naturelle des fourmis à occuper toute cavité disponible, les tiges creuses sont toujours habitées, mais il y a une grande différence entre les structures naturelles vidées d'un *Clerodendrum* et les cavités organisées du tubercule

d'un *Hynophytum* ou d'un *Myrmecodia*. Généralement, l'ouverture préexiste même à l'intervention de la fourmi (Rubiacees) ou découle de la chute des tiges ou des limbes foliaires (*Clerodendrum*).

Grand voyageur en Asie et en Afrique, Beccari (1843-1920) a été un des grands pionniers des plantes myrmécophiles de la Nouvelle Guinée, Malaisie et Bornéo, grâce à des recherches intensives dans ces régions. Sa monographie de 1884 reste un modèle du genre. Treub (1882-88) étudia lui aussi les *Myrmecodia* de Java à Buitenzorg (maintenant Bogor). Grand botaniste, lui aussi, Federico Delpino (1833-1905) étudia en détail les pseudonectaires des plantes.

Après Beccari, de nombreux botanistes ou entomologistes ont revu la question en Afrique, Asie ou Amérique Tropicale : Wildeman (1897-1932), Ule (1902-1906), Van Leeuwen (1913-1929), Barley (1922), Bequaert (1922), Forel (1921-23), Wheeler (1912-1930) et tant d'autres.

Plus récemment Schnell (1960-1970), Monod (1968), O'Dowd (1979-1980), Janzen (1966-1977) Hocking (1975), Berg (1975), Rickson (1968-1980), Keeler (1977-1981), etc. ont décrit soit les myrmécophytes, les nectaires extra-floraux, les corpuscules beltiens, mülleriens, beccariens (*Acacia*, *Cecropia*, *Macaranga*), les corpuscules perliformes, la physiologie des plantes ou le comportement des fourmis.

La tendance actuelle et à peu près unanime, est d'attribuer généralement un effet positif aux relations plantes-fourmis, tant pour les vraies myrmécophytes que pour les plantes à nectaires extra-floraux, bien que dans ce dernier cas le fait soit parfois discutable et discuté. Il est bien admis maintenant qu'il s'agit généralement d'une véritable symbiose à avantages réciproques importants. Les recherches récentes de Janzen rejoignent les idées anciennes de Delpino et Beccari sur l'utilité de la relation plante-fourmi et les théories non utilitaires semblent définitivement être rejetées dans l'oubli. Le problème de coévolution ainsi posé rejoint les évolutions parallèles des Insectes et des Orchidées, des plantes carnivores et de tant d'autres dont l'interprétation finale, darwinienne ou néodarwinienne, n'en reste pas moins encore une énigme.

Récemment, Buckley (1982) a divisé, assez arbitrairement, les relations fourmis/plantes en 10 catégories principales. Ceci représente un progrès par rapport aux anciennes classifications de Southwood (1973), Hocking (1975) et de Gilbert (1979) considérant les relations plantes/insectes en général et les divisant en 6 ou 7 catégories.

La classification de Hocking (1975) concernant le mutualisme plante/fourmi est la suivante :

1. Plantes comme nourriture pour la fourmi.
2. Plantes en tant qu'abris à fourmis.
3. Fourmis protectrices de plantes.
4. Fourmis en tant que pollinisatrices.
5. Fourmis disséminatrices de plantes (moissonneuses et myrmécochorie).
6. Fourmis comme nourriture pour les plantes.

Tableau 1.

L'importance relative des interactions plante/fourmi (d'après Hocking, 1975).

	Abri	Nourriture	Transport	Reproduction
Plantes pour les fourmis.	xxx	xxx		
Fourmis pour les Plantes	xxx	x	x	x

La classification de Buckley (1982) est la suivante :

- A. Prédation des Plantes par les Fourmis.
 - 1. Récolte des graines.
 - 2. Récolte des feuilles.
- B. Mutualismes.
 - 3. Nectaires extrafloraux.
 - 4. Corps nutritifs : beltiens, beccariens, mülleriens, perlules, etc.) et domaties.
 - 5. Epiphytes myrmécophiles.
 - 6. Jardins de Fourmis.
 - 7. Dispersion des graines (myrmécochorie).
 - 8. Pollinisation.
- C. Relations indirectes.
 - 9. Relations indirectes Fourmis/Arthropodes/Plantes.
 - 10. Modification du sol.

Il est évident que, comme le remarque Buckley lui-même ces divisions ne sont plus toujours très précises, car, par exemple, les moissonneuses peuvent aussi parfois pratiquer la myrmécochorie, les myrmécodomaties peuvent être couplées avec des nectaires extra-floraux, être ou non des épiphytes, les épiphytes peuvent même en montagne perdre leur qualité d'épiphytes, et la distinction des jardins de fourmis n'est pas toujours claire.

Bien que quelques champignons puissent parasiter extérieurement ou intérieurement les fourmis, aucune plante supérieure n'est en quelque sorte parasite des fourmis, sauf occasionnellement quelques plantes carnivores en les dévorant.

Les divisions qui vont suivre sont aussi arbitraires et n'ont pas la prétention d'être les meilleures. Elles porteront l'accent sur les myrmécophytes eux-mêmes plutôt que sur les autres associations.

CHAPITRE 2

FOURMIS ET PLANTES

LES HABITANTS DES GALLES, DU BOIS, DES FORÊTS

LES FOURMIS TISSEUSES

RELATIONS INDIRECTES PLANTES-FOURMIS

Les fourmis sont bien connues pour remplir toutes les niches écologiques disponibles et de ce fait entrent en contact de multiples façons avec le règne végétal : cavités du bois, cavités des plantes, galles, etc. Elles construisent aussi des nids aériens en terre ou en carton ou bien (*Oecophylles*) « cousent » les feuilles ensemble avec de la soie. La caractéristique essentielle des habitations de fourmis est leur irrégularité, contrairement aux constructions régulières des Abeilles ou des Guêpes.

1. LES FOURMIS DES GALLES ET DES FORÊTS

La variation des fourmis quand à l'édification et la location de leurs nids est considérable, non seulement entre tribus mais aussi entre espèces du même genre. Une espèce elle-même peut changer ses habitudes suivant son biotope, le stade de croissance de la colonie, le climat, le pays. L'exemple le plus souvent cité est celui d'une petite espèce qui se développe dans une galle de chêne, puis plus tard se développe dans du bois mort.

Il est bien connu que les fourmis qui construisent un monticule au-dessus de leur nid souterrain, y mêlent des aiguilles de pin, des rameaux et des feuilles, comme les *Formica* des forêts. De nombreuses fourmis utilisent les plantes comme habitation par exemple les « carpenter ants » comme *Camponotus herculeanus* qui sont parmi les mieux connues des fourmis habitant le bois. Trouvant un point faible dans l'écorce ou la surface d'une poutre, cette espèce destructrice creuse à l'intérieur tout un réseau de galeries. Celles-ci envahissent surtout du bois pourri dans les arbres ou les troncs abattus, mais quelquefois envahissent du bois de construction, étendant leurs tunnels le long des zones plus tendres. Ces fourmis ne mangent pas le bois, comme le font les Termites, mais simplement creusent leur habitation à l'intérieur.

Quelques *Colobopsis*, ou fourmis portiers, creusent à l'intérieur du bois vivant, mais généralement préfèrent un matériel plus tendre pour leur nid, parfois une tige de bambou, une noix de galle, une branche morte d'arbre fruitier. La tête des soldats, aplatie, bouche l'ouverture d'entrée de la fourmilière à l'intérieur de la tige. Chez les *Polyrachis* et les *Camponotus* qui sont tisseurs on ne voit pas trace de portiers, ni de soldats.

Une fourmi européenne et de régions tempérées *Acanthomyops brunneus* Latreille vit seulement dans les arbres, haut dans les branches.

Les nids de carton des fourmis varient extrêmement en emplacement et en forme. Ils peuvent se trouver à l'intérieur d'un tronc creux ou pendant d'une branche. On en trouve aussi situés entre les axes de deux branches, sur le sol, ou pendant entre



Fig. 1 — Galle de *Holcaspis cinerosus* sur un chêne vivant, montrant un soldat de *Colobopsis etiolata* fermant le trou rond dans la galle avec sa tête (d'après Wheeler, 1925).

une branche et le tronc. Concernant les galles, dès qu'elles ont été libérées par leurs Hyménoptères, de petites fourmis les occupent. Un grand nombre d'espèces de fourmis font leur nids à l'intérieur de noix et de galles. La petite Myrmicine *Stenamma* est presque toujours trouvée à l'intérieur de galles de chênes et le *Leptothorax tuberuma* a été trouvé une fois à l'intérieur d'un faine ou fruit du hêtre. Forel cite le cas de *Pseudomyrmex gracilis* en Colombie vivant à l'intérieur de tiges d'herbe sèche et *Leptothorax cervorum* niche à l'intérieur de tiges sèches.

D. Wragge Morley (1953) divise ainsi les nids de fourmis, modifiant légèrement la classification de Wheeler (1925) :

a) nids construits entièrement de terre, et ne présentant aucun monticule y compris les nids dans le bois abattu ou pourrissant.

b) Nids construits dans la terre mais présentant un monticule.

c) Nids construits à l'intérieur de noix, de galles ou autres objets ainsi clairement définis.

d) Nids creusés à l'intérieur de bois solide d'arbres vivants ou à l'intérieur de tiges de plantes vivantes.

e) Nids faits de carton.

f) Nids faits de soie.

g) Nids à l'intérieur du nid d'autres fourmis.

h) Nids à l'intérieur des habitations humaines.

D'après Delage-Darchen, les fourmis savanicoles, *Crematogaster impressa* Emery vivent dans les branchettes ou des fétus de paille souvent détruits par les feux de brousse annuels (Darchen, 1974). On voit combien est arbitraire cette classification et dans notre cas nous sommes intéressés surtout par a), c), e), f). Les relations avec les plantes myrmécophiles ne sont pas clairement définies dans cette énumération.

La taille du nid n'est aucunement en relation avec la taille de la fourmi alors que de grandes fourmis (*Diponera*) construisent un petit nid dans la terre, de minuscules espèces comme la fourmi amazonienne *Azteca barbifera* construit d'énormes nids de carton. Il est évident aussi que la forme et la variété des nids d'*Azteca* est infinie.

Enfin, notons que les fourmis, comme nous le disions précédemment, ayant tendance à occuper toute place vide, des structures botaniques sans vocation myrmécophile sont souvent habitées comme par exemple les spathes géants de *Cyrtosperma senegalense* une aroïdée des marais de la Côte d'Ivoire (Paulian, 1949). Delage-Darchen (1972) a décrit les curieuses habitudes d'une fourmi africaine du bois, *Melissotarsus titubans* Darchen. Cette fourmi, d'après l'auteur, vit en Côte d'Ivoire dans l'épaisseur des écorces d'arbres de la forêt galerie. Elle semble se nourrir en exploitant de petites cochenilles qui lui semblent inféodées à l'intérieur des galeries car elle ne sort jamais à la surface des troncs. Citons ici l'auteur lui-même : « *M. titubans* marche d'une façon inconnue chez les autres fourmis. Les pattes avant et arrière assurent le déplacement sur le plancher des galeries, tandis que les pattes médianes sont tenues relevées et tâtent le plafond. En l'absence de plafond accessible, ces fourmis sont dans l'incapacité de se mouvoir correctement ». Une glande existe dans l'élargissement du premier article du tarse qui correspond peut-être d'après l'auteur, au balisage odorant des galeries. Il n'y a qu'un type d'ouvrière.

Dans un autre article (Darchen & al., 1972), les auteurs décrivent l'habitat de *M. titubans* en détail : La petite fourmi (2 mm) vit entre l'écorce et le liber dans l'épaisseur du tronc des grands arbres dans de petites galeries vermiculaires anastomosées entre elles et exploite 2 cochenilles Diaspididae, l'une excluant l'autre. Le mode de vie a entraîné des modifications biologiques et morphologiques profondes.

Notons pour terminer que chez la Composée *Clibadium microcephalum* S.F. Blake, en Equateur, des fourmis du genre *Pachycondyla* utilisent les espaces préalablement creusés par des Scolytides (*Scolytodes elongatus*) à l'intérieur des tiges (Nesom & Stuessy, 1982).

2. LES OECOPHYLLES OU FOURMIS TISSEUSES.

Les fourmis tisseuses sont très anciennes. Une colonie fossile d'Oecophylle a été décrite du Miocène inférieur au Kenya par Wilson & Taylor (1964) et elle comprenait des sous-castes analogues à celles des formes actuelles. Ce système social compliqué date donc d'au moins 30 millions d'années. On en reste confondu. Il est vrai que les plus anciens fossiles de fourmis datent de 100 millions d'années, c'est-à-dire du Mésozoïque.

Buckley (1982) souligne que le succès des fourmis tisseuses ou Oecophylles est peut-être dû à son habitude de construire des nids en « cousant » ensemble les bords des feuilles vivantes de diverses plantes (fig. 3). Contrairement aux fourmis à domaties, les Oecophylles disposent d'une quantité indéfinie de nids potentiels dans les arbres. Là où elle s'établit dans les *Citrus*, comme en Afrique Sahélienne, l'*Oecophylla longinoda* protégé très certainement les plantes contre des ravageurs naturels, tout en élevant des cochenilles comme source de glucides. Il n'y a d'ailleurs

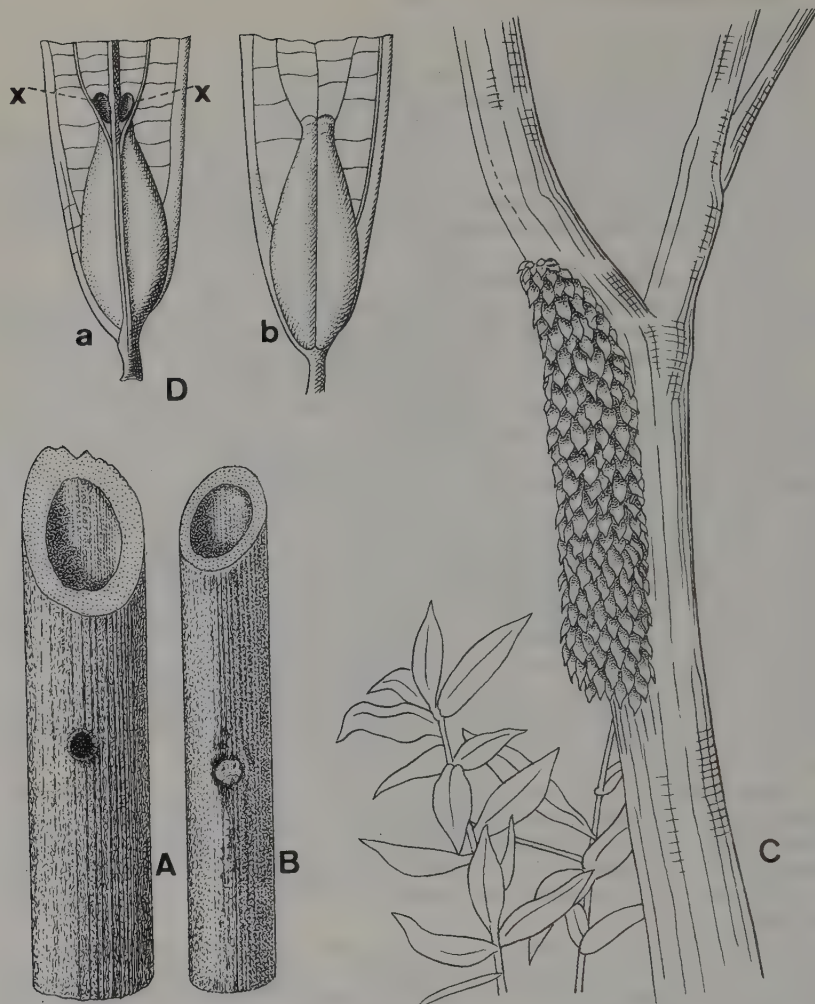


Fig. 2 — A & B : Morceaux d'une tige de Cyperacee, *Cladium jamaicense* habitée par le *Colobopsis culmicola*, Bahamas (Wheeler, 1925).

C : Nid de carton de *Nematocrema* (d'après Delage-Darchen et Dumpert, 1978).

D : Base de feuille avec ascidie de *Tococa lancifolia*.

a : face inférieure ; b : face supérieure de la feuille ; xx : ouvertures des ascidies (d'après Schumann, 1888).

pas que les *Citrus* que la fourmi tisseuse protège mais on cite, par exemple, la défense efficace de *Cocos nucifera* aux Salomon par *O. smaragdina* contre un Coreide (Greenslade, 1971). Un Coreide (*Pseudotharpterus wayi* Brown) transmet la gommose au Cocotier et est tenu en échec en Afrique par *Oecophylla longinoda* mais comme la fourmi mord féroce les employés des plantations son implantation d'abord encouragée a été ensuite restreinte. Il a d'ailleurs été prouvé que la compétition avec les autres fourmis réduisait l'efficacité de l'*Oecophylla*.

Les fourmis tisseuses utilisent des outils pour construire leurs nids. Ces outils sont vivants et sécrètent de la soie, mais le phénomène n'en est que plus remarquable. Toutes les fourmis tisseuses connues appartiennent à la sous famille des Formicinae et

la technique n'existe que chez *Camponotus*, *Polyrhachis* et *Oecophylla*. Il est cependant possible qu'un quatrième groupe de fourmis tisseuses existe, une Dolichoderniaie de Java : *Technomyrmex bicolor textor*, mais cela reste encore à prouver (Forel, 1925).

Une des espèces d'Oecophylle, *O. virescens*, la fourmi verte d'Australie, a l'habitude de tisser ses nids dans les arbres de la mangrove. Ces fourmis sont très agressives et non seulement défendent leur nid mais aussi l'arbre ou les arbres qu'elles patrouillent en mordant et en aspergeant l'agresseur d'acide formique. L'espèce africaine *O. longinoda* et l'espèce asiatique *O. smaragdina* ont des mœurs similaires, ainsi que la variété australienne.

Mes rencontres en Thaïlande ou au Viêt Nam avec *O. smaragdina* sur manguiers ou arbres sauvages et en Haute Volta avec *O. longinoda* sur *Citrus* sont mémorables et pour récolter des Coléoptères sous l'écorce ou au pied de ces arbres je dus à maintes reprises avoir recours aux pyréthroides en aérosol pour immobiliser les féroces défenseurs qui se jetaient sur moi en masse. Les reines sont très grandes (2 cm) et chez les formes asiatiques et africaines les ouvrières sont rougeâtres, les reines vertes et les mâles noirs.

En fait, les petites ouvrières pour construire le nid tiennent les larves non complètement développées dans leurs mâchoires et les remuent d'avant en arrière entre les deux feuilles tenues par des chaînes de grandes ouvrières, chaînes qui peuvent au maximum être composées de 12 fourmis. Les larves sécrètent la soie par des pores de la bouche, les glandes séricigènes étant extrêmement développées dans ces espèces, et les ouvrières se servent de larves comme bobines et navettes vivantes en les pressant comme des tubes dentifrices pour coller les bords des feuilles entre elles. Lorsque la soie tient, les grandes ouvrières relâchent leur chaînes et commencent à plier une autre feuille. En fait, cette division du travail n'est réalisée que de jour. La nuit toutes les ouvrières participent à l'édification du nid. Le travail complet demande un peu plus d'une heure.

Forel, in Wheeler (1925), décrit le nid des Oecophylles de la façon suivante : « Le nid est grand et les ouvrières, grandes, longues, vicieuses, rougeâtres ou verdâtres, vivent dedans avec leurs femelles vertes comme de l'herbe, leurs mâles noirs et le couvain. Elles forment des colonies très populeuses sur les branches des arbres ».

En gros, les Oecophylles d'Asie et d'Afrique ainsi que nombre d'espèces de *Polyrhachis* des Indes et de Malaisie « cousent » ainsi leurs nids, avec leur larves (fig. 3). Quelque nids sont même entièrement construits de soie. Forel décrit aussi le nid de *Camponotus* (*Myrmobrachys*) *senex* du Brésil tissé en soie et perché sur une branche entre ses feuilles. Quelques nids de *Polyrhachis* sont faits d'un mélange de soie et de carton, ou de soie et de débris ou de feuilles mortes (nids de coton).

La fourmi Oecophylle produit entre autres une phéromone de piste qui guide le retour au nid grâce à la glande rectale. Le recrutement de cette fourmi est très complexe.

Normalement, ce sont les ouvrières major qui récoltent et défendent le nid et ce sont les minor (minimes) qui soignent le couvain (Passera, 1984), mais ces dernières peuvent aussi aider de l'intérieur à rapprocher les feuilles.

C'est Ridley (1880) qui observa le premier l'usage que l'Oecophylle fait de sa larve et de nombreux auteurs par la suite confirmeront ses observations : Holland & Green (1896-1899), Dodd (1902), Chun (1903), et Doflein (1905).

La présence de glandes à soie chez les larves de fourmis n'est en soi pas étonnante mais les larves d'Oecophylle et de *Polyrhachis* ne tissent plus de cocon malgré leurs énormes glandes. Il est probable qu'après cet exercice les larves de ces fourmis sont fort mal en point, sinon condamnées.

Trompé par les mauvaises observations d'Aitken aux Indes, Forel (1925) crut longtemps que les fourmis tisseuses fabriquaient elles-mêmes leur soie avec le produit de leurs glandes mandibulaires.

Les nids d'Oecophylles peuvent comporter plus de 100 000 individus dans les

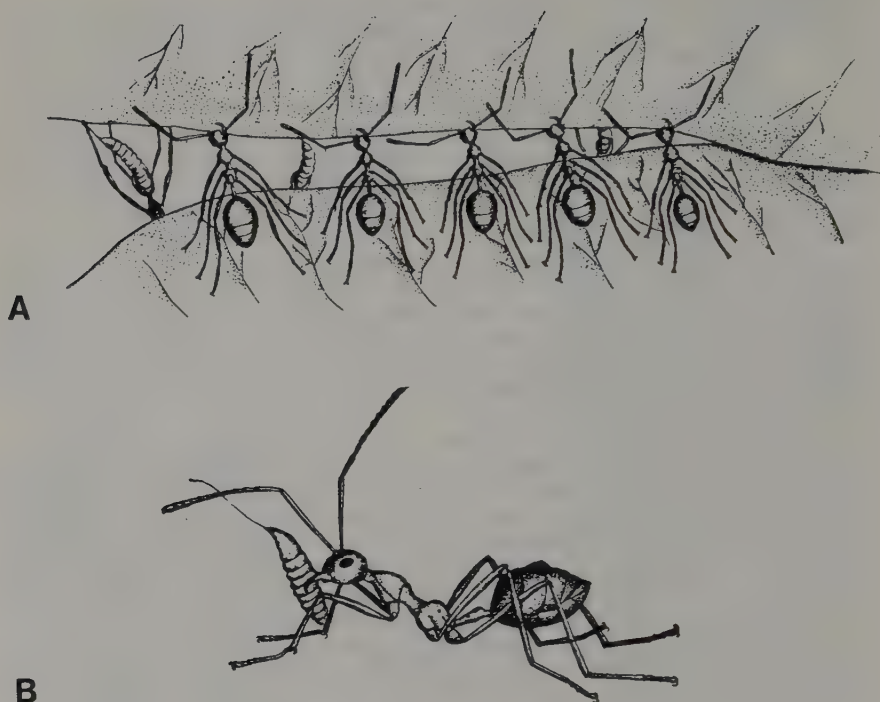


Fig. 3 — A : Brigade d'ouvrières d'*Oecophylla smaragdina* ramenant les côtés des feuilles ensemble tandis que d'autres ouvrières les attachent ensemble avec la soie filée par les larves (d'après Doflein, 1906).

B : Ouvrière d'*Oecophylla smaragdina* utilisant une larve en guise de navette pour coudre les feuilles avec de la soie (Doflein, 1906).

arbres, mais ces colonies sont polycaliques avec souvent plus de 150 nids secondaires. Une seule reine est la règle et elle est énorme et sa couleur vert tendre la fait confondre avec les feuilles au moment de la fondation du nid. Ledoux (1950) a décrit la fondation de la colonie par le départ d'une femelle ou l'indépendance d'une colonie secondaire (calie) ayant approprié une femelle. Il est à noter que le nid n'est habité que tant que les feuilles sont vivantes. Lorsqu'elles flétrissent, les *Oecophylles* les quittent et en construisent un nouveau.

Les *Oecophylles*, outre les nids secondaires construisent aussi des pavillons pour abriter les Coccides, pavillons qui sont faits également de soie reliant des feuilles et des tiges. Ces pavillons ne contiennent pas de couvain, mais protègent les Homoptères contre les intempéries, la pluie, les ennemis naturels. Ces abris sont surtout construits durant la saison des pluies (Way, 1954).

Les *Polyrhachis* construisent également des nids en soie ou bordés de soie, sur le sol ou sur les arbres. Les nids sont faits de pure soie, ou de soie, branches, tiges et feuilles amalgamés ou de soie et de carton. Ce sont aussi les jeunes larves qui sécrètent la soie. *Polyrhachis simplex* construit aussi des pavillons pour abriter ses Pseudococcides. D'après Forel (1923), Goldi a aussi observé au Brésil les jeunes larves de *Camponotus senex* produisant la soie. D'autres espèces de *Camponotus* font de même comme *C. formiciformis* (Dumpert, 1978). Forel (1923) donne une description détaillée des différents types de nids de *Polyrhachis*.

Les *Oecophylla longinoda* sont carnivores et dévorent même les *Anomma* qu'elles capturent au passage (Cohic, 1948 Gotwald, 1972). Comme elles dévorent de nombreux insectes nuisibles, il semble que, malgré l'élevage de Coccides, le bilan soit positif pour la plante et que la vieille tradition asiatique, imitée récemment au Ghana, de transporter des nids d'*Oecophylla* dans les vergers, soit payante. Normalement en Afrique la fourmi se rencontre naturellement sur *Citrus* où l'usage des insecticides est à déconseiller.

3. RELATIONS INDIRECTES PLANTES-FOURMIS

Comme le souligne Buckley (1982), outre des relations directes plantes/fourmis, il y en a d'indirectes là où la fourmi entretient des Arthropodes qui portent préjudice à la plante ou lorsque la fourmi capture les phytophages qui vivent sur la plante. Il est évident que dans ce cas la plante peut n'intervenir en rien dans la nourriture ou le logement de la fourmi.

Il est bien connu que de nombreuses fourmis se sont adaptées à élever des Homoptères suceurs aspirant la sève des plantes : pucerons, cochenilles, membracides, psyllides et à entretenir des larves de Lépidoptères à sécrétions sucrées, principalement des Lycénides. En pays tempérés, les pucerons dominent tandis qu'aux Tropiques ce sont les cochenilles qui sont les plus nombreuses, souvent dotées d'un bouclier cireux. De gros pucerons peuvent tirer jusqu'à 1,4 mg de sucre par jour et par plante.

De l'utilité ou de la nuisance de ces élevages, nous en discuterons ultérieurement lorsque nous parlerons de l'importance agricole des fourmis. La plupart de ces fourmis éleveuses nichent sur les arbres ou en terre. Leur nid comprend souvent des galeries naturelles, des tiges creuses ou des racines couvertes remplies d'Homoptères, au moins dans les Tropiques. Si on dérange la société, on voit immédiatement les fourmis tirer les pucerons pour les emporter après avoir extrait leur proboscis des tissus végétaux.

Les Homoptères suceurs sont avides de cette sève élaborée et en aspirent généralement 10 fois plus qu'ils ne peuvent en digérer et rejettent l'excès du liquide sucré, souvent constitué d'un mélange de glucose, sucrose, mélizétose et fructose, par l'anus. Ce sont les fourmis (et rarement les abeilles) qui profitent de cette nourriture liquide qu'elles donnent également à leurs larves. Certains auteurs ont cru voir dans l'action des pucerons un bénéfice pour la plante en drainant l'excès de sucre et en accroissant la fixation d'Azote au sol par dépôt de glucides et son interaction sur les bactéries du sol. Cette thèse originale (Owen, 1980) reste encore à prouver.

Si l'on compare les pucerons à des pseudonectaires et si les fourmis sont agressives, cela peut constituer un moyen de défense pour la plante. Par exemple, à Saïgon les formes cultivées de *Clerodendron paniculatum* n'avaient pas de nectaires extrafloraux mais des Coccides, et les fourmis très agressives défendaient la plante qui par ailleurs était souillée par les Homoptères (P. Jolivet, 1983).

Il est aussi connu que certaines fourmis attaquent les cochenilles pour les dévorer, mais la majorité les entretiennent sur la plante. Dans le cas d'*Ocotea pedalisfolia*, une Lauracée myrmécophile de Costa-Rica, Stout (1979) a prétendu que la plante tirait plus d'avantages en matière de défense de la présence de la fourmi que de désavantages de la présence de Coccides. Cela reste à prouver.

Qui plus est Addicott (1978) affirme que la compétition existe entre espèces de pucerons pour obtenir les services des fourmis. Il est bien connu que les fourmis protègent les pucerons qu'elles entretiennent en éloignant les prédateurs ou les parasitoïdes, sélectionnant les parties de la plante à percer, prolongeant la vie des aphides.

Nixon (1951) a étudié en détail les relations Plantes/Fourmis. Il s'y refuse à y voir une forme de symbiose ou de mutualisme. Pour lui le système est plus compliqué :

l'attitude des fourmis est déterminée par deux facteurs, non comestibilité des pucerons ou des coccides et la stimulation qui produit le miellat. Selon Nixon, il n'y a pas de preuve certaine dans la majorité des cas du transport des Homoptères par les fourmis et la protection donnée par les fourmis est nettement exagérée. En conclusion toujours d'après Nixon, la vieille et pittoresque interprétation que les fourmis se comportent envers les pucerons comme envers du bétail à traire et à parquer est purement subjective et doit être abandonnée.

Il est cependant démontré que la fourmi carnivore *Solenopsis invicta* protège le coton contre le charançon aux USA mais le contrôle effectué par cet insecte est encore discuté (Sterling et al. 1978-79).

En attaquant et dévorant les insectes phytophages, les fourmis protègent les plantes et c'est un autre volet de la relation Plantes / Arthropodes / Fourmis.

Dans les nids d'*Oecophylla smaragdina* en Australie, les chenilles de *Liphya* (Lycaenidae) sont abondantes et retractent la tête pour se protéger. Leur cuticule est aussi plus épaisse que celle des autres chenilles. Comme toutes les Lycénides elles se meuvent aussi plus lentement ce qui envers les fourmis les protègent de toute agressivité. En Afrique, c'est *Eliphya* qui vit chez *O. longinoda* et est nourrie par les fourmis. Ni l'une ni l'autre ne semble produire de sécrétion glandulaire.

Par contre d'autres Lycénides procurent des sécrétions agréables aux fourmis mais leur biologie est extrêmement diverse et complexe. Les travaux d'Henning (1983) reprenant les anciens travaux de Hinton (1951) ont essayé une classification de cette diversité en érigeant des groupes biologiques parmi les larves et repensant les relations chenilles / fourmis.

Ces groupes comprennent les espèces indépendantes *phytophages*, les espèces *myrmécophiles* dépendantes ou non des fourmis, les espèces *phyto-prédatrices* qui sont aussi myrmécophiles, les espèces *prédatrices* qui se nourrissent des Homoptères ou des fourmis, les espèces qui se nourrissent sur les *sécrétions* des fourmis ou des Homoptères. On voit la complexité de cette biologie.

Là aussi la relation plante/chenille/fourmi se pose, la chenille étant fondamentalement et originellement phytophage, mais d'une façon moins impérative car quelquefois la chenille n'est plus herbivore mais devient carnivore ou vit aux dépens de la nourriture obtenue des fourmis. Il s'agit donc là d'hôtes de la fourmilière, synoecetes ou symphiles, comparables aux larves de Clytrides, ces Coléoptères myrmécophiles à l'état larvaire, phytophages à l'origine et devenus omnivores ou carnivores. On voit la différence entre ces cas et ceux des pucerons toujours phytophages même si ils vivent à l'intérieur de la fourmilière.

Notons aussi que pour se faire mieux tolérer les chenilles de Lycaenides possèdent parfois des glandes exocrines diverses (honey gland, tubercules, glandes épidermiques) qui agissant en produisant des hormones mimétiques ou des substances agréables apaisent les fourmis. Nous voilà loin de l'association pucerons-fourmis et ces anciens phytophages ont souvent perdu tout souvenir de leur ancien régime.

Buckley récemment (1923) a signalé des interactions entre les fourmis *Iridomyrmex* sp., une plante à pseudonectaires, *Acacia decurrens* et un Membracide *Sextius virescens*. *Iridomyrmex* suce à la fois les pseudonectaires et les membracides. Les relations fourmis-membracides semblent plutôt négatives concernant la croissance de l'*Acacia* et sa production de graines. D'un autre côté, Bristow (1983) a signalé que les Homoptères *Publilia reticulata* Van Duzee transfèrent le soin de leur progéniture aux fourmis. Le résultat semble être bénéfique aux Homoptères mais probablement pas aux plantes.

Fritz (1982) étudiant l'effet de la *Formica subsericea* Say sur l'Homoptère *Vanduzeei arquata* (Say) et le *Robinia pseudacacia* aux USA trouve que l'association semble finalement positive en réduisant la défoliation de l'arbre par les herbivores. Si les Membracides diminuent, les fourmis aussi décroissent en nombre et la défoliation augmente pour la plante.

CHAPITRE 3

LES JARDINS DE FOURMIS ET LES NECTAIRES EXTRAFLORAUX

Sur le chemin de la myrmécophilie, une série de relations plantes-fourmis ont vu le jour. Ce sont les jardins suspendus plantés et habités par les fourmis et les nectaires extrafloraux ou pseudonectaires. Ces derniers sont assez répandus tant en pays tempérés qu'en région tropicale. Notons cependant que l'association est parfois serrée, parfois lâche entre la plante et la fourmi sans toujours présenter de bénéfice évident pour la plante qui distribue généreusement son nectar sans toujours être défendue par ses hôtes. Cependant le simple fait de renfermer des fourmis même non agressives peut, de par l'effet de nuisance, repousser beaucoup de phytophages.

I. LES JARDINS DE FOURMIS

C'est le botaniste allemand Ule (1901-1906) qui a découvert et décrit le premier les Ameisengarten ou Blümengarten lors de ses voyages en Amazonie. C'est, en effet, en Amérique Tropicale que les associations étroites qui ne sont pas nécessairement obligatoires entre fourmis et plantes se sont développées le plus largement.

Qu'en est-il exactement d'un jardin de fourmis ? Tout d'abord, il n'y pas production d'habitacles préformés (domaties) chez la plante mais l'association n'en est pas pour le moins complexe, ressemblant par certains côtés à une symbiose, moins spécialisée cependant que chez les myrmécophytes vrais. Les avantages pour la plante ne sont pas négligeables, car, par exemple, *Codonanthe uleana*, une Gesnériacée américaine n'est épiphyte que parce qu'elle prospère dans le sol artificiel créé par les fourmis, bien qu'elle pousse aussi des racines accrochantes. Certaines espèces de fourmis telles les *Azteca* et les *Camponotus* ajouteraient à ces racines de la terre qui permettrait à la plante de se développer en un sol suspendu. Des structures complexes voient ainsi le jour avec le nid des *Azteca* installé parmi le réseau des racines. Des plantes diverses à vocation épiphytique et des champignons se développent sur ces nids. Il faut aussi noter, comme le mentionne Buckley (1982), que les fourmis incorporeraient les graines d'épiphytes dans leur nid de carton. Les racines de ces plantes forment ainsi une partie intégrale de la trame du nid et obtiennent comme chez les myrmécophytes des substances azotées à partir des détritux et des excréta des fourmis. A leur tour, les fourmis obtiennent une partie de leur nourriture du nectar floral et, quand il existe extrafloral, de la pulpe des fruits et des arilles ou autres appendices comestibles des graines.

Les jardins de fourmis au Brésil, selon Ule (1901), étaient des boules de terre autour d'arbustes à diverses hauteurs au dessus du sol sur lesquels pousse toute une flore de petites plantes (Araceae, Bromeliaceae, Piperoniaceae, Solanaceae Gesneriaceae, Moraceae, et Cactaceae). Toutes ces boules sont habitées par une espèce de fourmi, telle que *Camponotus femoratus* Fabricius, *Azteca traili* Emery A,

alitrix Forel, *A. ulei* Forel. Wheeler (1921) et Weber (1943) critiquent cependant les conclusions d'Ule selon lequel les fourmis sèment délibérément les graines dans de la terre qu'elles ont apportée du sol.

Wheeler montra que ces mêmes jardins en Guyane sont habités par *Camponotus femoratus* et *Crematogaster limata* vivant en parabiose. Weber (1943), en Guyane, Vénézuela et Surinam, trouve un troisième membre de la biocénose le petit *Solenopsis parabioticus* Weber. Egalement des Diptères Phorides pondent sur les ouvrières qui tentent de se défendre et une larve de Curculionide à trichomes est commune à l'intérieur des jardins. On rappellera que souvent les myrmécophytes sont habités par des commensaux : adultes de Staphylinides, Acariens, larves de Diptères, etc... (P. Jolivet, 1973).

Dans les nids de fourmis, plus encore que dans les simples sols suspendus, à cause de la complexité de la biocénose et des cavités du nid, vit toute une faune qui n'est encore que très imparfaitement connue. Récemment des Myriapodes Pénicillates ont été signalés dans les nids de fourmis épiphytes, notamment des Polyxenidae, dans la région maritime d'une île du Pacifique, Miyakejima (Ishh & Yamaoka, 1982). Les Myriapodes étaient cependant connus des fourmillières édaphiques et aussi dans les branches et le « canopy » des arbres de la grande forêt tropicale. (Donisthorpe, 1927).

D'après Wheeler, les jardins varient de la taille d'une noix ou d'une orange à celle d'un ballon de rugby. Ils sont ovoides ou allongés et d'après Weber mesurent de 6 à 23 cm de diamètre environ, le plus grand mesurant 66 x 23 cm. La hauteur au dessus du sol varie de 1.6 à 6 m.

La Gesnériacée étudiée par Weber, *Codonanthe calcaratus*, a des fleurs blanches et les racines de la plante et des autres plantes associées, sont ramifiées à travers le cortex qui constitue le nid. Comme on l'a vu plus haut, Weber doute que les fourmis apportent délibérément les graines qui germent dans le jardin, mais suppose qu'elles sont amenées accidentellement. Il est un fait que les plantes sont effectivement protégées des *Atta*, *Acromyrmex* et autres ravageurs des feuillages par les fourmis du nid. Weber doute également que les fourmis ou le vent amènent eux-mêmes le sol mais prétend que la base du carton fabriqué par les fourmis devient de l'humus décomposé qui profite aux racines. Les chambres du nid sont irrégulières en forme et taille et atteignent parfois jusqu'à 4 x 1 cm. Les chambres des *Crematogaster* et des *Camponotus* s'anostomosent librement, tandis que celles du *Solenopsis* sont séparées à l'intérieur des partitions, mais s'ouvrent librement dans les autres chambres.

Comme la plupart des vraies myrmécophytes, les fourmis des jardins sont agressives et mordent vicieusement, du moins en ce qui concerne les *Crematogaster* et les *Camponotus*. Les *Solenopsis* elles sont inoffensives.

En gros, les genres de plantes représentées dans les nids sont les suivantes : *Philodendron*, *Anthurium* (Araceae), *Streptocalyx*, *Aechmea* (Bromeliaceae), *Peperonia* (Peperoniaceae), *Codonanthe* (Gesneriaceae), *Phyllocactus* (Cactaceae) pour les fourmis du genre *Camponotus* ; *Philodendron* (Araceae), *Nidularium* (Bromeliaceae), *Ficus* (Moraceae), *Marckea*, *Ectozoma* (Solanaaceae), *Codonanthopsis* et *Codonanthe* (Gesneriaceae), etc. pour les *Azteca*.

Quant aux fourmis vivant en parabiose (Forel, 1898), elles appartiennent surtout aux genres *Camponotus*, *Azteca* et *Crematogaster*, mais on y rencontre aussi des *Dolichoderus*, *Odontomachus*, *Solenopsis*, *Anochetus* et des *Monomorium*.

Kleinfeldt (1978) confirme les vues d'Ule au sujet de la modalité de cette symbiose entre *Crematogaster longispina* bâtisseuse de nid en carton et *Codonanthe cramfolia* une épiphyte de la « rain forest » de Costa Rica (fig. 4) L'association est positive pour les deux espèces. La plante produit du nectar floral et extra-floral, des fruits avec pulpe et des graines à arilles consommées par les fourmis. Les fourmis placent les graines de la plante dans les murs de leurs nids de carton après en avoir consommé la partie comestible. Peut-être aussi pollinisent-elles le *Codonanthe*. Les graines germent et la plante obtient ses composés azotés des détritux amassés par les fourmis. Le taux de croissance des plantes qui sont hors des nids de fourmis est



Fig. 4 — Nids aériens de fourmis en Amérique Tropicale (d'après Ule, 1902).

nettement moindre que celui des plantes qui poussent sur ces nids. Comme chez beaucoup de myrmécophytes (Rubiaceae) et d'épiphytes (Loranthaceae), les fleurs de *Codonanthe* sont blanches et le fruit est rouge et, semble-t-il, seulement partiellement disséminé par les fourmis.

Comme chez toutes les plantes à fourmis, les hôtes sont plus ou moins agressifs. Kleinfeldt (1978) cite une Altise qui mange les feuilles de *Codonanthe* sans être attaquée par les fourmis. Par contre, si elle est dérangée la fourmi attaque son agresseur. Ceci n'est nullement incompatible, car nous avons observé sur *Myrmecodia* en Nouvelle Guinée des hôtes tolérés sur les feuilles : *Oribius*, chenilles,

ce qui n'empêche pas l'*Iridomyrmex* d'être violemment agressive contre les Vertébrés dès qu'ils touchent la plante. La fonction de défense est respectée par la fourmi, bien que certains Phytophages aient tourné par des artifices encore inconnus la barrière protectrice, comme certains herbivores ont tourné la barrière chimique dressée par certaines plantes.

Wheeler (1910) souligne que les nids suspendus sont faits de terre, carton ou soie et sont construits de façon à enclore des galeries et chambres anastomosées. Il souligne également que dans les régions tempérées, il y a même une légère tendance dans ce sens lorsque des masses de terre sont construites autour des tiges de plantes herbacées par certaines espèces de *Lasius*, *Myrmica* et *Tapinoma*. Dans ce cas, comme dans des abris de pseudonectaires, les matériaux, terre et végétaux, sont bien apportés par les fourmis. Le fait serait à vérifier chez certaines fourmis arboricoles et si il était revu pourrait confirmer au moins partiellement les observations anciennes de Ule.

Cependant, Kleinfeldt constate que dans le cas de *Crematogaster* et *Codonanthe* l'association n'est pas aussi agraire qu'Ule l'a décrite mais est aussi certainement plus réelle que d'autres l'ont affirmé. Le transport de particules de terre par les fourmis n'est d'ailleurs pas nécessaire car l'humus accumulé avec les détritiques et la décomposition de certaines parties du nid suffisent à la plante pour se créer un sol suspendu et fertile.

De nombreuses fourmis néotropicales autres que celles mentionnées précédemment construisent des nids de carton mais les genres *Azteca* et *Crematogaster* contiennent le plus grand nombre de bâtisseurs de nids en carton. Certaines espèces indiennes et africaines construisent des nids de papier, notamment à Madagascar, où le plus grand nid connu est construit par *Crematogaster schencki*, mais les vrais jardins suspendus sont américains. Le plus petit nid de carton connu est celui de *Camponotus folicola* de Trinidad. Les nids géants des *Azteca*, *Dolichoderus* et *Crematogaster* sont joints par des passages couverts de carton qui réunissent les nids secondaires ce qui permet aux fourmis de couvrir un large territoire. La consistance du carton varie beaucoup et il est surtout fait de particules végétales collées ensemble par la sécrétion des glandes maxillaires. La matière végétale utilisée varie du bois aux poils des graminées, aux hyphae des champignons et même à la bouse de vache.

En gros, on trouve un lien fréquent entre l'épiphytisme et la présence des fourmis comme le souligne Schnell (1970) particulièrement en Amérique tropicale et dans la région Indo-Malaise. Ce lien s'observe dans les familles diverses munies ou non de structures myrmécophiles (domaties), telles que les Broméliacées, Aracées, Asclépiadacées, Rubiacées. Il est évident que dans presque tous les cas les graines (les fruits étant comestibles) sont dispersées par les fourmis, parfois par les oiseaux ou les deux. Ces fruits présentent souvent des analogies avec les baies visqueuses des Loranthacées et, comme elles, varient du blanc au rouge, couleur attractive surtout pour les oiseaux. D'après Macedo et Prance (1978), les fourmis, chez *Codonanthe* et *Codonanthopsis* sont attirées par le fruit sucré. Les graines sont entourées par un arille jaune qui les fait adhérer aux fourmis. Ces graines sont ainsi emmenées par les fourmis le long des branches. Après germination, la jeune plantule produit un nombre de racines adventives qui s'accrochent autour de la plante-hôte et forment les cavités caractéristiques habitées par les fourmis. *Camponotus femoratus* et *Monomorium* étaient les principales espèces observées.

Les fourmis parabiontes utilisent les mêmes colonnes pour aller recueillir la sève ou la miellée des Homoptères et le nectar floral et extrafloral. Comme le rappelle Kleinfeldt, les *Crematogaster* des jardins à *Codonanthe* sont omnivores et collectent aussi bien le nectar, le miellat des Jassides et Membracides, des insectes, des déjections d'oiseaux, des fruits, et les arilles des graines de la Gesnériacée. Les *Crematogaster* enclosent parfois les nectaires extrafloraux des *Codonanthe* dans des abris de carton comme le font couramment les fourmis des autres plantes à pseudonectaires. Peu de données sont connues, hors le cas rapporté par Kleinfeldt, sur l'existence des pseudonectaires chez les épiphytes, mais on peut sans trop de

risque de se tromper penser qu'ils sont très nombreux. Concernant l'agressivité des fourmis défendant leur nid, leur couvain et la plante, elle est variable, mais certaines fourmis peuvent être très agressives et attaquer à la fois avec morsures et jet d'acide formique.

Une preuve supplémentaire de la protection donnée par les fourmis à certaines plantes est citée par Kabakov (1967) qui mentionnant les épiphytes des forêts du Viêt-nam souligne que celles qui abritent les fourmis (*Asplenium*) ne contiennent pratiquement aucun autre animal excepté des myrmécophiles (Pselaphidae et Cetoniinae).

2. LES NECTAIRES EXTRAFLORAUX

Les nectaires extrafloraux (extranuptiaux ou pseudonectaires) sont des glandes plus ou moins spécialisées qui sont réparties en divers endroits de la plante, généralement sur la partie supérieure, inférieure ou latérale du limbe, le rachis, le pétiole, les bractées, les involucre, les stipules, le calice ou les fruits. Ces glandes produisent des exsudations sucrées, mais composites, et qui attirent toujours les fourmis. Dans des cas extrêmes des pseudonectaires ont même été trouvés sur des cotylédons ou sur la corolle.

En gros, les nectaires extrafloraux sont plutôt distingués par leur fonction que par leur position, car ils ne sont pas liés à des fonctions pollinisatrices. Cependant ils peuvent être en relation avec la fleur sur le calice, sur les lobes de la corolle, ou sur les fruits. Ils attirent toujours les fourmis.

Quant aux sécrétions de fruits utilisées par les fourmis, elles peuvent être dues soit à de vrais pseudonectaires, soit à la conséquence de piqûres par d'autres insectes. Par exemple, l'*Annona glauca* sur la côte de Casamance en Afrique occidentale produit des sécrétions sucrées après pique par des Hémiptères et une fourmi noire peu agressive est assidue sur le fruit.

Les plantes à pseudonectaires se rencontrent aussi en pays tempéré, mais elles sont beaucoup plus fréquentes en pays tropical ou subtropical. Ces plantes sont loin d'être entièrement recensées quoique d'anciennes monographies (Delpino, 1886 ; Nieuwenhuis, 1907 ; Zimmerman, 1932, Schnell, 1963) en aient traité en détail. Le livre récent de Barbara Bentley et Thomas Elias (1983) en donne une analyse très détaillée. Schnell (1970) considère leur finalité avec doute ainsi que Wheeler (1925), alors que la plupart des auteurs contemporains trouvent positif le bilan fourmi-plante pour l'insecte et la plante qu'elles protègent. Gaston Bonnier, à une époque où l'antifinalisme était de bon ton avec Rabaud et certains biologistes qui ne tenaient aucun compte du principe même de l'Evolution, discute l'efficacité des nectaires qu'il considère tout simplement comme une excrétion (1878).

Les nectaires extrafloraux sont fréquents sur les plantes à domaties, mais ce n'est pas une règle générale, pas plus que la présence sur la plante de corps nourriciers. Vogel aussi (1878) insiste aussi sur le caractère exclusivement sécréteur des pseudonectaires.

Pour Schnell, la signification des pseudonectaires est à rechercher dans la morphologie et la phylogénie de la feuille plutôt que dans un système de symbiose. A vrai dire, les irrégularités sont nombreuses et on verra que les *Clerodendrum* qui généralement possèdent des pseudonectaires nombreux en manquent parfois totalement (quelques variétés de *C. paniculatum*) ou partiellement (*C. fallax* au Cap Vert), mais ce manque est souvent compensé pour les fourmis par l'exploitation des cochenilles (P. Jolivet, 1983-1985).

Selon Schnell (loc. cit.), la première mention de ces organes est due à Birgerius Hall, en 1762, un élève de Linné. C'est Delpino (loc. cit.) qui le premier a attaché un rôle particulier aux pseudonectaires et a le premier parlé de « fonction myrmécophile » de ces plantes. Delpino a fait l'école et le premier à discuter le rôle

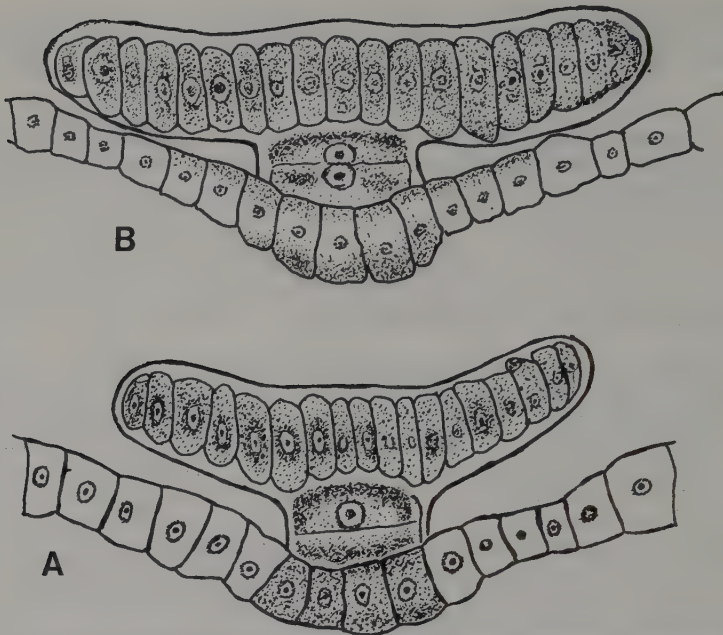


Fig. 5 — Feuille de *Clerodendrum auleatum*. Linne montrant un pseudo nectaire pleinement développé sur l'épiderme inférieur près de la nervure médiane avec un large pédoncule bicellulaire (d'après Chavan et Deshmukh, 1964).

« symbiotique » et utile de l'association plantes-fourmis fut Nieuwenhuis (1907), puis G. Bonnier qui soutint la théorie physiologique : le rôle des pseudonectaires était la production et la réserve de sucres. Les auteurs actuels sont beaucoup plus nuancés et la théorie symbiotique ou tout au moins mutualiste prévaut de nouveau avec pratiquement tous les autres. Ceci serait lié à une forme de coévolution entre fourmis et plantes durant une longue période et cette interprétation néodarwinienne est certes plus défendable que la considération de la fourmi comme épiphénomène d'un phénomène indépendant : l'excrétion des sucres.

Il est évident que quelque soit l'origine de ce système, utilisation par les fourmis d'un phénomène généralisé ou coévolution, le résultat est le même et généralement la fourmi protège la plante.

Il y a une grande diversité anatomique entre les nectaires. Durkee (1983) in Bentley et Elias décrit les nectaires comme une masse de cellules glandulaires qui peuvent parfois prendre la forme de trichomes sécréteurs. Le tissu vasculaire (phloème et xylème ou phloème seul ou plus rarement xylème seul) qui alimente le nectaire n'entre pas en contact direct avec les cellules sécrétrices mais en est séparé par une ou plusieurs couches de cellules constituant le parenchyme non glandulaire. D'autres substances que le sucre, tels les acides aminés, sont aussi présentes dans la sécrétion. Le tissu sécréteur contient des organites à travers lesquels on peut déceler l'activité sécrétrice intense (ribosomes, réticulum endoplasmique, mitochondries, dictyosomes, vacuoles, plastides, etc.)

Chez certaines espèces le nectar diffuse à travers les parois des cellules sécrétrices. Chez d'autres, à travers des stomates modifiés ou de petits pores. Parfois aussi la cuticule se rompt et la solution sucrée sort directement. Les poils sécréteurs et les cellules à pédoncules ont des parois fortement cutinisées (*Abutilon*, *Lathraea*, *Vicia*, *Aphelandra*).

Quant à la composition du nectar floral (Baker et Baker, 1975-1983), il est

spécifique selon les espèces de plantes et contient d'abord du glucose, fructose et sucrose comme d'ailleurs le nectar extrafloral. En addition des oligosaccharides, on y trouve des protéines, des acides aminés, des acides organiques, des lipides, des antioxydants, des alcaloïdes, des phénols, des vitamines, des saponines, des dextrines, et d'autres substances parfois inorganiques. Généralement le nectar extrafloral est plus concentré en sucres que le phloème et cela n'est pas dû seulement à l'évaporation qui dans certains cas (*Clerodendrum fallax*) transforme l'exsudation en sucres cristallisés. (P. Jolivet, 1985).

La présence des acides aminés est quasi-universelle dans les nectars. Il y a parfois résorption des sécrétions par les nectaires ce qui suppose un système glandulaire fort complexe. Le système sécrétoire, grandement hypothétique, est détaillé par Durkee (loc. cit.) qui considère une sécrétion granulocrine et une sécrétion eccrine. Cet auteur souligne la grande constance intraspécifique des concentrations des sucres dans les plantes.

Récemment, Lanza & Krauss (1984) ont montré que quelques fourmis peuvent sélectionner les nectars extrafloraux sur la base des acides aminés contenus dans la solution de sucres.

Notons également (P. Jolivet, 1983) une régulation de la sécrétion des pseudonectaires selon la saison. Par exemple, la sécrétion de toutes les glandes de *Clerodendrum fragrans* s'arrête complètement pendant la période de fructification et celles du pétiole se dessèchent et parfois se subérifient. Celles du calice ne sécrètent plus et séchent également. Les fourmis cessent alors de fréquenter la plante, ce qui ne la gêne aucunement, la période de pollinisation étant passée et la perte en eau et en sucres étant ainsi arrêtée. Ce phénomène est général chez les *Clerodendrum* et chez beaucoup de plantes à pseudonectaires.

Il est évident que le même phénomène existe pour les nectaires floraux. Non seulement comme il avait déjà été noté par Gaston Bonnier en 1878, la sécrétion de nectar cesse après la pollinisation chez beaucoup de fleurs, mais il y a aussi souvent changement de couleur de la fleur : *Lantana* (Verbénacées) du jaune à l'orange, puis au rouge ; *Gloriosa* (Liliacées) du jaune à l'orangé ; *Brunfelsia* (Solanacées) du mauve au blanc et tant d'autres. On constate même parfois chez certaines plantes la résorption des sucres.

Comme l'expliquait Schnell (loc. cit.), l'abondance des pseudonectaires dans les flores tropicales est remarquable, mais il n'en existe pas moins dans les flores tempérées (*Prunus*, *Populus*, etc.) La plupart des auteurs, y compris Delpino, semblent oublier que les glandes extraflorales existent aussi chez quelques fougères, telles *Pteris aquilina*, (F. Darwin, 1877) à la base des jeunes frondes et chez quelques *Polypodium* et *Acrostichum*. La glande est non seulement sucrée, mais aussi légèrement mâchée par les fourmis. Pour Darwin, la sécrétion est juste un produit de déchet utilisé par les fourmis et peut-être à mi chemin entre les pseudonectaires et les « food-bodies », des myrmécophytes. D'après Keeler, ce type de glandes est connu dans 73 familles d'Angiospermes et quelques fougères.

Si Francis Darwin émettait un doute à propos de l'utilité de la sécrétion des pseudonectaires de *Pteris aquilina* et de l'efficacité de la fourmi, cette thèse a été confirmée par Alice Tempel (1983) qui a testé expérimentalement dans le New Jersey (les expériences de Darwin furent faites en Angleterre) les dommages subis par la plante malgré ses hôtes Hyménoptères. Sa conclusion est que bien que la sécrétion du nectar coïncide avec l'hypothèse d'une relation mutualiste entre la plante et la fourmi (*Monomorium*, *Lasius*, etc.), il n'y a aucune évidence que les fougères obtiennent aucun bénéfice de leurs visiteurs.

Il est évident que c'est chez les Dicotylédones que ces glandes sont les plus fréquentes et plus particulièrement parmi les groupes ligneux, bien que chez *Impatiens*, plante herbacée, ils soient aussi communs. Schnell (loc. cit.) donne une répartition de ces glandes par famille, ce que donne ensuite Elias (loc. cit.) qui les mentionne parmi 68 familles d'Angiospermes. Les pseudonectaires sont absents notamment chez les Magnoliales, rares chez les Hamamelidae. Chez les Monocoty-

lédones, ils sont aussi assez peu communs mais les Zingibérales et les Liliales en contiennent quelques uns. Tous ces nectaires sont loin d'être équivalents et ont évolué indépendamment d'une famille à l'autre. Il y a des analogies ou des homologies et quelques fois les nectaires de certains complexes botaniques soulignent de parentés d'origine.

Chez les Orchidées, où ces glandes sont rares, ils sont occasionnellement localisés sur les sépales ou les bractées. Elias (loc. cit.) reprend la classification morphologique de Zimmerman (1932) en la complétant. Cet auteur divise les

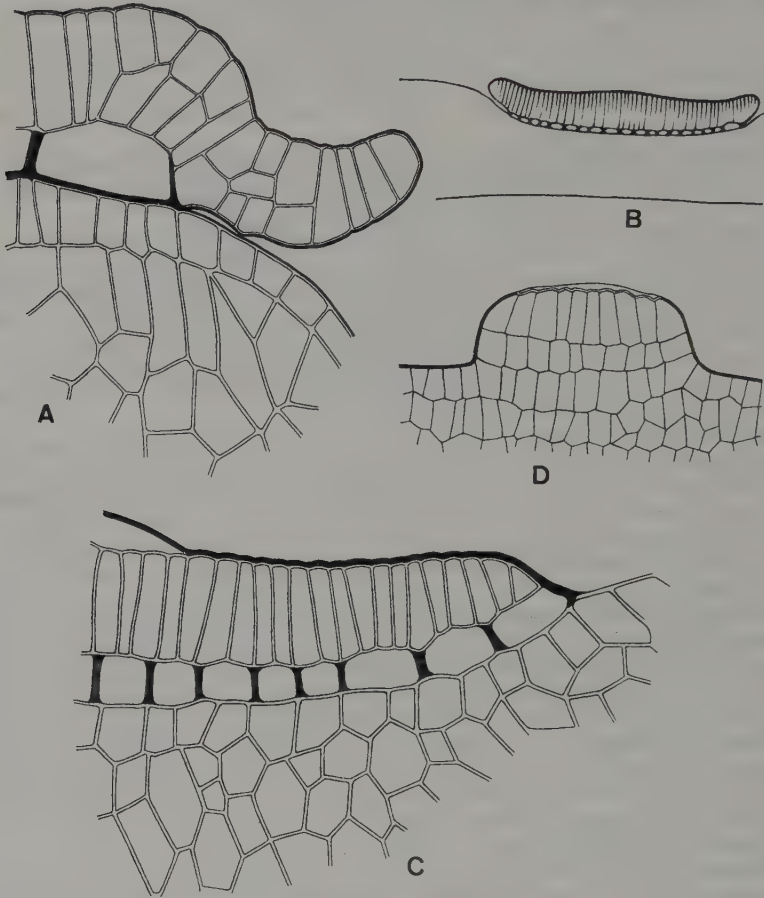


Fig. 6 — Pseudonectaires de *Clerodendrum*. Coupe.

A : *Clerodendrum infortunatum* Gaertn. Bord des nectaires en écaille.

B : *Clerodendrum inerme* Gaertn. Nectaire en écaille dans une dépression.

C : *Clerodendrum fragrans* Willd. Nectaire plat.

D : Le même. Jeune stade (d'après Zimmermann, 1932).

nectaires extrafloraux en nectaires amorphes, sans spécialisation, mais à abondante sécrétion, nectaires aplatis et étroitement pressés contre le tissu des autres organes, nectaires en puits enfoncés dans le tissu d'autres organes, nectaires creux généralement tapissés de trichomes sécréteurs, nectaires en écaille qui sont des trichomes modifiés pour la production et la sécrétion du nectar, nectaires surélevés au dessus du tissu sous-jacent, nectaires enfoncés dans le tissu d'autres organes. Avec

Elias, on peut aussi distinguer les nectaires non vascularisés et les nectaires vascularisés. Ce sont ces derniers qui sont les plus gros et qui varient de sessile, en creuset ou en soucoupe pour devenir pédonculés en glandes cupulaires (*Pithecellobium*). Il est évident que les nectaires vascularisés par le phloème sont plus riches en sucres que ceux vascularisés par le xylème. Généralement les glandes sont vascularisées par les deux sortes de faisceaux conducteurs. Il y a souvent de dépôts de tannins dans les cellules parenchymateuses associées aux cellules sécrétoires et aussi des raphides d'Oxalate de calcium.

Il est impossible de citer les familles qui possèdent des glandes nectariniennes. On se référera aux travaux déjà cités de Schnell et d'Elias. La répartition est assez capricieuse. Rappelons qu'en pays tempéré les nectaires sont présents dans la partie distale du pétiole des *Prunus* et de quelques *Rosa* et chez *Populus*, *Quercus*. Chez les Lamiales, ils n'existent que chez les Verbénacées alors que les Labiées, pourtant riches en essences aromatiques ou à cause de cela, n'en possèdent pas. Leur odeur est un puissant sélectif et repoussoir pour les phytophages. Parmi les Malvales, les *Hibiscus*, le Coton et beaucoup d'autres sont riches en nectaires sur les bractées florales et la surface extérieure des sépales.

Schnell (loc. cit.) devant la diversité morphologique et la localisation des pseudonectaires se pose la question de savoir si ces glandes sont homologues et correspondent à des réalités morphologiques ou taxonomiques. En effet, les glandes peuvent être pétiolaires, laminaires, marginales, et revêtir des formes très diverses : points glanduleux, poils sécréteurs, glandes axillaires ou situées sur les nervures, cupules. En outre, les glandes peuvent être paires ou impaires, quoique souvent la glande impaire semble équivalente à deux glandes paires fusionnées (*Adenia*).

Schnell pense donc que ces structures loin d'être une coévolution plantes-insectes et dues à une longue sélection au cours de l'évolution, sont liées à l'architecture de la famille. Cela serait donc en fonction d'un gradient de taille un peu similaire à celui manifesté par les feuilles de *Cola marsupium* et ses domaties axillaires de nervures. La vascularisation de beaucoup de ces glandes montre aussi qu'elles sont autre chose que de simples émergences.

On a aussi interprété, selon Schnell, les glandes pétiolaires des *Prunus* comme étant homologue de lobes foliaires latéraux d'une feuille auparavant trifoliée. Nous sommes là en pleine hypothèse sans beaucoup de fondement embryologique. Il est un peu prématuré de voir dans toutes ces glandes extraflorales des portions de feuilles arrêtées dans leur développement, car la situation des glandes aux Tropiques est tellement diverse que sauf dans quelques cas bien précis cette hypothèse ne se justifie en rien.

A noter que les fourmis construisent très fréquemment des abris symétriques sur le limbe à proximité du pétiole durant la saison chaude, abris constitués de fines particules végétales, de fibres, de poils végétaux, de particules terreuses, ceci pour abriter les nectaires du soleil. Il y a un peu ici une analogie avec les pavillons à pucerons des Oecophylles. C'est le cas des fourmis sur *Clerodendrum fragrans* au Vietnam (P. Jolivet, 1983). Dans ces cavités se rencontrent une demi-douzaine de fourmis en train de sucer des glandes. A noter aussi que chez cette espèce, les Acariens sont nombreux autour des pseudonectaires de la feuille sans pourtant constituer des acarodomaties.

Ce cas de construction de structures de protection par les fourmis n'est pas isolé (Schnell, 1966-1970). Ce dernier auteur cite le *Gardenia imperialis*, une Rubiacée africaine. Il y a aussi le cas d'*Alchornea cordifolia*, une Euphorbiacée d'Afrique, où les fourmis comme chez les *Clerodendrum* édifient de petites constructions superposées aux glandes situées près des nervures basales du limbe. Ces structures que Schnell qualifie de cas élémentaires de myrmécophilie préfigurent très nettement les structures plus complexes et naturelles où les poches foliaires préexistent à la base du limbe et qui se rencontrent en Afrique et en Amérique Tropicale (*Cola*, *Scaphopetalum*, *Duroia*, *Tococa*, *Maieta*). Les *Crematogaster* construisent des abris autour des fruits et des ovaires d'*Ipomoea pandurata* (Beckman et Stucky, 1981).

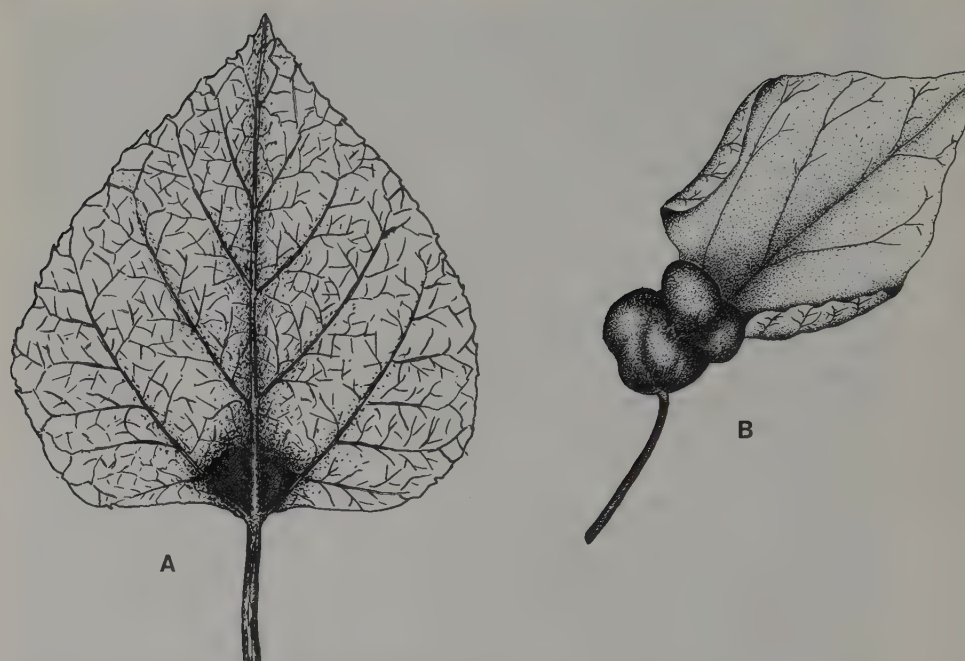


Fig. 7 — Feuilles de *Clerodendrum fragrans*.

A : poches protégeant les pseudo-nectaires du limbe (face inférieure) ;

B : galles sur le pétiole (d'après Jolivet, 1983).

Pour Bentley (1983), le potentiel des fourmis comme agents de contrôle biologique, notamment dans leur utilisation des pseudonectaires devrait être exploré plus largement. Le succès des fourmis dépend cependant de leur abondance sur la plante et cette abondance peut être contrôlée artificiellement, quoiqu'avec beaucoup de précautions. Le problème de lutte biologique se pose aussi dans le cas de deux cultures tropicales celle des *Passiflora* et celle du coton où les plantes comportent des nectaires. Il est bien connu, en effet, que les Hyménoptères parasitoïdes qui plus tard pondront sur le ravageur boivent aux pseudonectaires. En quelque sorte d'après Bentley (loc. cit.) les nectaires extrafloraux ont un potentiel réel en lutte biologique car ils utilisent les fourmis et les Hyménoptères parasites. En conclusion, au lieu de tenter de produire un coton sans glandes, afin d'éviter cette perte d'énergie qu'est l'écoulement des sucres, on ferait mieux tout au contraire de développer un coton à haute production de nectar. Aux Tropiques, les fourmis sont nettement moins abondantes en altitude qu'en plaine. A la Jamaïque, la proportion des plantes avec des nectaires extrafloraux varie de 28 % au niveau de la mer à 0 % à 1300 m. Il y a cependant encore des fourmis plus haut, bien que la pression sélective y soit moindre (Keeler, 1979).

On a aussi distingué (Keeler, 1981) dans certaines plantes (*Mentzelia*, *Banksia*) des nectaires postfloraux qui attirent les fourmis après la floraison. Ces fourmis défendraient la formation de la graine, les fourmis succédant ainsi aux abeilles, les vraies pollinisatrices. Ce phénomène est exactement l'opposé de ce qui se passe avec la plupart des autres plantes qui interrompent la sécrétion de nectar après la fertilisation.

Il est évident aussi que la production de nectar coûte à la plante une dépense énergétique certaine et dans le cas des nectaires extrafloraux la production est réglée et varie selon les saisons, la floraison ou d'autres facteurs. Elle est inconstante selon

les plantes, s'arrête généralement durant la production de la graine, mais pas toujours. Finalement, le coût énergétique a été évalué pour *Ochroma pyramidale*, le balsa (Bombacacées), à seulement 1 % de l'énergie totale investie dans la fabrication d'une feuille (O'Dowd, 1979).

Il est évident que la défense contre les fourmis est plus difficile à tourner pour les phytophages que la détoxification des substances secondaires ou toxiques. Le nectar extrafloral s'il contient des acides aminés peut constituer un aliment complet pour la fourmi mais généralement la capture des proies animales reste une nécessité et c'est là où la fourmi peut aider la plante à se débarrasser de certains phytophages.

Pour finir on peut reprendre les conclusions d'Opler, in Bentley et Elias (1983) : les plantes à fleurs ont des fleurs adaptées à prendre l'avantage maximum des agents pollinisateurs, physiques ou biologiques. La morphologie florale et le comportement ont évolué en combinaison pour faciliter l'attraction des pollinisateurs et prévenir les visites des pollinisateurs « inefficaces », c'est-à-dire surtout les fourmis. On voit que ces conclusions présupposent l'utilité et l'efficacité des nectaires extrafloraux et des fourmis. C'est aussi la conclusion de tous les auteurs récents sans exception à la suite de Janzen (1966-1967) : Hocking (1970), Elias (1975-1983), Inouye (1979), Keeler (1975-1980), Bentley (1976-77), Mayer (1979), Deuth (1977), Tilman (1978), Schemske (1978), Koptur (1979), O'Dowd (1979), Pickett Clark (1979-1980), Scott (1979-1981). Tous sont mentionnés dans Buckley (1982) qui est totalement d'accord avec leurs conclusions. Ce dernier auteur écrit qu'un grand nombre de plantes à la fois tempérées et tropicales produisent le nectar extrafloral et attirent les fourmis. Les fourmis collectent donc ce nectar et le consomment et défendent les nectaires ou toute la plante contre les insectes phytophages et les mammifères herbivores, réduisant ainsi le dommage causé à ces plantes.

Il est bien certain que les fourmis détournent de la plante un certain nombre de phytophages mais non tous. Pour cela elles n'ont pas besoin d'être agressives, mais seulement envahissantes. Dans mon article récent, (P. Jolivet, 1983), j'ai mentionné une grande quantité d'Arthropodes et de Mollusques intimement associés aux *Clerodendrum* et ce malgré les fourmis. De cela on a un peu rapidement tiré argument contre l'efficacité et la finalité du système. Certains phytophages comme des Chrysomélides ou de Elatérides semblent même fait très bon ménage avec les fourmis, à tel point que les *Agriotes* (Elatérides) pratiquent la trophallaxie buccale avec les fourmis et boivent aux mêmes pseudonectaires. Cela évidemment ne veut rien dire : rejeter certains herbivores ne veut pas dire les rejeter tous et il n'existe pas de plante si toxique soit-elle telle le Neem qui n'ait malgré tout un certain nombre de phytophages qui ont déjoué la barrière chimique. Rejeter beaucoup d'ennemis est déjà positif, les rejeter tous est impossible. C'est en cela que la théorie de Neuwenhuis (1907) à propos de la non utilité des nectaires ne tient pas car son objection de la présence de certains ennemis tolérés par les fourmis n'est pas valable.

Il est vrai que par contre d'innombrables plantes dépourvues de nectaires subsistent fort bien, mais elles ont d'autres moyens de défense, les substances secondaires toxiques, ce qui n'empêche pas certains myrmécophytes de combiner les deux : substances repoussantes et fourmis (P. Jolivet, 1985). En général, des myrmécophytes cependant sont dépourvus comme les *Acacia* mexicains des composés cyanogénétiques des *Acacia* non myrmécophiles. D'autres myrmécophytes ont perdu le latex du groupe.

Parmi les travaux récents, citons celui de Schemske (1978-1980) qui citant le cas d'une triade coévolutive entre une Zingibéracée, *Costus woodsonii* à pseudonectaires sur bractées, son prédateur de graines, un Diptère *Euxesta* sp. et les fourmis mutualistes *Camponotus planatus* et *Wasmania auropunctata*, conclut à l'utilité des fourmis. Ceci expériences à l'appui. Sans ces fourmis la production de graines baisse considérablement. Risch (1977-1982) cite l'aide donnée par les *Pheidole* aux *Piper* à Costa-Rica. Ces fourmis attaquent les œufs des phytophages et sélectionnent les feuilles jeunes normalement moins bien protégées et plus tendres. De très nombreux autres travaux cités par Buckley (1982) et Jolivet (1983) confirment ce point de vue.

Il ne reste qu'à considérer l'article de Chen (1962) citant la méthode de lutte biologique employée par les paysans de Chine depuis des temps immémoriaux : la libération et l'élevage de l'*Oecophylla smaragdina* la fourmi tisseuse dans les vergers de *Citrus*, pour constater l'efficacité des fourmis en tant que protection des plantes. Efficacité qui compense et de loin l'élevage des Coccides. On y vient en Europe avec l'importation des nids de *Formica* dans les Apennins en Italie.

En définitive, d'après Buckley (1982), l'ancienne hypothèse excrétoire des pseudonectaires semble définitivement abandonnée. Les expériences que Wheeler réclamait (1925) ont été exécutées à maintes reprises et toujours avec le même résultat.

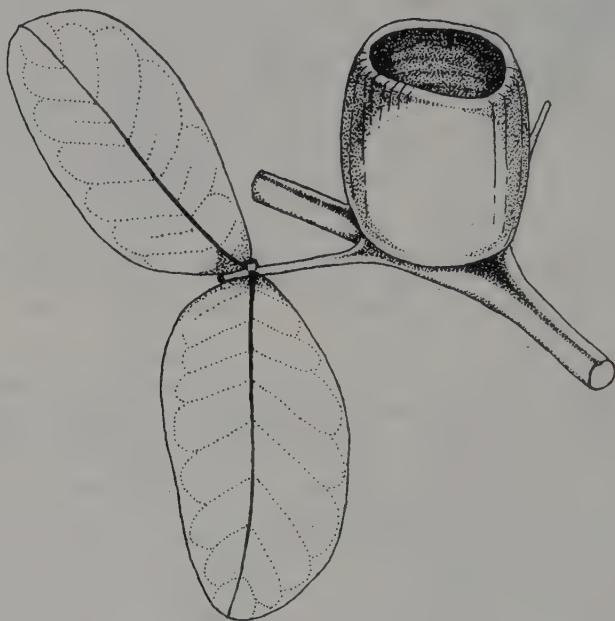


Fig. 8 — Base de feuille de *Pithecellobium macradenium* montrant de grands nectaires en coupe à la jonction de la paire de folioles (d'après Élias, 1983).

Deux récents travaux cependant aboutissent à des conclusions différentes. McLain (1983) cite *Passiflora incarnata* qui possède deux sortes de pseudonectaires et est visité aux USA par 5 espèces de fourmis. Il résulte des expériences et des observations que le nombre des fourmis par plante est positivement en corrélation avec le nombre des pseudonectaires et la production de fruit et négativement en corrélation avec les dégâts causés par les herbivores. Par contre, O'Dowd (1983) étudiant deux endémiques australiennes *Helichrysum bracteatum* et *H. viscosum* conclut à la non évidence de protection par les fourmis puisant aux pseudonectaires (bractées et feuilles). Ce travail est actuellement le seul récent mettant en doute l'efficacité des fourmis en tant que protectrices des plantes qui possèdent des pseudonectaires. Les conclusions de Scott (1979) en ce qui concerne les interractions entre les *Banksia*, Protéacées australiennes, et les fourmis semblent être positives pour la plante, mais le doute subsiste car les fourmis sont peu agressives. Les fourmis sont attirées par le nectar sucré s'échappant des points d'attaque de la confflorescence par les insectes phytophages. Le même auteur (1981) cite aussi la Malvacée, *Alyogyne hakeifolia*, une plante australienne qui possède des pseudonectaires sur les bractées

attirant les fourmis jour et nuit. Pour l'auteur, l'association serait positive pour la plante, le nectar s'écoulant pendant la production florale et fructifère. Cependant là aussi les fourmis ne sont pas agressives mais seulement envahissantes, ce qui pour certains auteurs serait suffisant pour créer une diversion.

En gros, selon la formule « to set a thief to catch a thief » l'association pseudonectaires fourmis semble assez positive. Cependant si la nuisance remplace parfois l'agressivité, il n'en reste pas moins que selon la formule de Bentley (1977) « mere disruption of herbivorous activity can constitute protection ». Avoir les fourmis envahissant les mains n'a jamais été agréable même si elles ne piquent ou ne mordent pas.

CHAPITRE 4

LES ASSOCIATIONS LÂCHES LES ASSOCIATIONS OBLIGATOIRES LES JARDINS DE CHAMPIGNONS LA NUTRITION VÉGÉTALE DES FOURMIS LES FOURMIS MOISSONNEUSES LA MYRMÉCOCHORIE LA POLLINISATION

Les Champignons des Fourmis ne sont pas à proprement parler des plantes myrmécophiles, mais leur association permanente et, semble-t-il, très souvent exclusive, avec une ou plusieurs espèces de fourmis en fait un cas de symbiose typique. Le plus souvent il s'agit d'un cas de coévolution Cryptogame-Insecte, car la discrimination des fourmis entre les différentes espèces ou variétés de champignons est flagrante. La coévolution est de nature chimique, aussi bien que biologique, car la fourmi a développé ses propres enzymes et sécrétions qui font les différences entre espèces.

1. LES ASSOCIATIONS LÂCHES

Bien que seulement les fourmis du Nouveau Monde aient développé cette association symbiotique qui perpétue un mycelium d'une génération à l'autre via une reine fécondée, il y a quelques cas éparés où les fourmis sans cultiver les champignons, les utilisent et s'en nourrissent partiellement. Ces cas sont relativement peu connus et beaucoup sont encore à découvrir.

Dans le cas de certaines plantes myrmécophiles, par exemple, telles les *Hydnophytum* et les *Myrmecodia*, Rubiacées d'Indonesie et du Sud Est Asiatique, on a découvert de telles associations lâches, mais relativement fréquentes (Miehe, 1911 ; Huxley, 1978). Deux sortes de champignons ont été isolés sur les parois des cavités de ces plantes. Ce sont un *Arthrocladium* sp. (Moniliales), en association avec les matières fécales des *Iridomyrmex*, et une autre Moniliale, parasite des cellules de la Rubiacée, aussi associée généralement aux *Iridomyrmex*. D'autres champignons aussi se rencontrent de temps en temps à l'intérieur des cavités des Rubiacées myrmécophiles et d'autres plantes.

Huxley (1977) qui a réétudié en Nouvelle Guinée ces champignons associés aux Rubiacées épiphytes pense que le champignon inconnu (Moniliale) est dispersé par *Iridomyrmex cordatus* de plante à plante et que les fourmis se nourrissent de ses spores. Ce n'est qu'une hypothèse. L'autre champignon, *Arthrocladium*, ne serait qu'un saprophyte utile à la plante pour la digestion du matériel fécal ou animal.

Dans le cas d'une fourmi de la zone tempérée, citée par Brian (1977), *Lasius fuliginosus*, qui fabrique un nid de carton dans les vieilles souches, il y a aussi une

possibilité de culture non dirigée d'une moisissure qui est probablement aussi utilisée comme nourriture. La fourmi régurgite du miellat dans le bois maché. Cette pseudo-colle encourage la croissance de la moisissure qui est particulière à ce genre de nid. Il s'agirait de *Cladotrichum microsporum*, une forme conidienne qui empêcherait les fourmis de glisser sur les galeries.

Les levures cultivées à l'intérieur des nids sur le couvain par *Cyphomyrmex* sont réellement associées aux fourmis. Vogel (in Dampert, 1978) cite le cas des myrmécodomaties d'*Hirtella* (Chrysobalanaceae) africaines, colonisées par les *Allumerus*. Ces fourmis réellement cultivent un champignon sur leurs déchets et excréments à l'intérieur de la plante particulièrement adaptés à cet office par ses poils robustes.

2. LES ASSOCIATIONS OBLIGATOIRES

De nombreux travaux et livres ont été consacrés à l'association obligatoire (symbiose) entre les Attini du Nouveau Monde et leurs champignons spécialisés. Malgré de nombreuses recherches consacrées à ces associations, la détermination des champignons et encore imparfaite et ne dépasse généralement pas le genre. La culture sur milieu artificiel a fait de notables progrès et le critère essentiel de la pureté de cette culture est de voir si le champignon cultivé est accepté par sa fourmi-hôte. Les noms de certains champignons ont changé : par exemple le *Rozites gongylophora* des *Atta* est maintenant devenu *Leucocoprinus gongylophorus* et il est bien confirmé qu'il s'agit d'une Lépiote.

Les fourmis coupeuses de feuilles ou fourmis parasol (Attini) sont toutes éleveuses de champignons et se nourrissent presque exclusivement de leur culture. Les sucres végétaux entrent cependant pour environ 10 à 15 % dans l'alimentation de ces fourmis lorsqu'elles découpent ou mâchent les feuilles par exemple (Bésuchet, 1979) ou les fruits. On ne rencontre les *Atta* que dans les régions tropicales ou subtropicales du Nouveau Monde. Leur association est obligatoire, spécifique ou subs spécifique, avec le champignon et tout à fait semblable à l'association fixée entre beaucoup d'espèces de fourmis et certains pucerons ou celle des myrmécophytes et de leurs hôtes.

Ces fourmis coupe-feuilles, les *Atta*, on les connaissait depuis toujours et, pour les Indiens, elles découpaient les feuilles pour en tapisser leurs nids, comme le font les *Megachile* en Europe. Bates (1863), qui décrit les mœurs des *Ecton*, répéta cette histoire et prétendit même avoir vu des *Atta cephalotes* tapisser leur nid avec les feuilles qu'elles apportent et recouvrent de terre. Ceci disait-il pour se préserver des inondations. Le fait est rapporté par Forel (1923) qui rappelle que Bates croyait aussi que les *Atta* se nourrissaient de graines. Ce fut Belt (1874) qui découvrit la vérité au Nicaragua et l'utilisation réelle des débris de feuilles pour former un compost. Les boulettes qu'elles rejettent, Belt les interprétait comme de la terre alors qu'il s'agit vraisemblablement de résidus immangeables des jardins cultivés (Forel, 1923). Belt écrit textuellement « Les *Atta* cultivent les champignons et les mangent ». Il découvrit en creusant leurs nids les véritables jardins des *Atta*, des cavités remplies de masses spongieuses dans les mailles desquelles se trouvaient dispersées les larves, les nymphes et les petites ouvrières (minimes) chargées uniquement de la culture. Les masses spongieuses servent à la fois d'aliment et de nid pour la couvée.

Les *Atta*, outre le champignon cultivé, sucent aussi le jus de leurs plantes. Pintera (1983) a prélevé des spécimens de feuilles, fleurs et fruits coupés et transportés par les ouvrières d'*Atta insularis* à Cuba et les a évalués pour leur degré de comestibilité. Les spécimens ont été classés en extrêmement agréables, au goût, agréables et accessoirement agréables. L'attraction pour une plante varie aussi au cours de l'année. Il y a donc une sélection très nette des ouvrières en fonction de la plante et certaines sont toujours rejetées. Les feuilles jeunes sont aussi préférées aux anciennes.

La nature du fumier (substratum) sur lequel les Attines font pousser leurs champignons diffère beaucoup selon l'état d'évolution des espèces. Les espèces primitives qui cultivent souvent un champignon primitif (levure) utilisent tout simplement leurs excréta ou ceux d'autres insectes ou bien leurs propres cadavres, tandis que les espèces évoluées utilisent un matériel disparate : fruits ligneux (*Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex*, *Trachymyrmex*), bois pourri, morceaux de plantes mortes, feuilles, fleurs de plantes vivantes, etc. Le sommet de cette évolution est représenté par les genres *Acromyrmex* et *Atta* qui utilisent exclusivement les feuilles et parties de fleurs (pétales, anthères) des plantes vivantes pour réaliser leur compost. En élevage artificiel, dans les régions tempérées, les plantes locales telles les ronces (*Rubus*), les *Rosa*, sont parfaitement acceptées, mais parfois certaines espèces de champignons poussent moins bien sur des substrats étrangers. Les fourmis peuvent montrer des préférences dans leur propre biotope.

L'origine de cette culture est encore obscure. Plusieurs hypothèses ont été émises : coutume dérivée de celle des fourmis moisonneuses et préférence stabilisée de la moisissure à la graine sur laquelle elle se développe à cause l'humidité ambiante (Thering, 1894) ou (Forel, 1902) une adaptation au champignon poussant naturellement sur les excréta et les cadavres.

Une hypothèse récente (Garling, 1979) se basant sur des observations précises attribue la culture des champignons chez les *Atta* à l'utilisation des mycorrhizes rencontrées au début accidentellement dans les nids sous-terrains. La nouvelle interprétation est certainement plus solide que les précédentes mais nécessite encore de multiples recherches sur le comportement des fourmis et la physiologie des champignons symbiotiques aussi bien que sur la cytologie et taxonomie des cryptogames eux-mêmes.

On pourrait aussi voir dans les champignons croissant à l'intérieur des myrmécophytes une étape analogue dans l'évolution de cette pratique surtout si les fourmis s'en nourrissent.

Malgré les nombreux travaux qui leur ont été consacrés, la nature exacte des champignons cultivés par les fourmis n'est pas complètement connue. La distinction entre Asco et Basidiomycètes n'est pas claire, d'autant plus que ces champignons ne produisent pas de sporophore à l'intérieur des nids et que leur culture sur agar/dextrose est très difficile au moins à l'état pur et en l'absence de fourmis. Une mycothèque spécialisée a été constituée au Jardin Botanique de New York et des remarquables progrès ont été effectués dans la taxonomie de ce groupe particulièrement difficile.

Si l'identité des champignons (table 2) est parfois problématique, celle des fourmis, par contre, montre la constance des associations de la forme mycélienne avec telle ou telle espèce. Dans le cas des Attines, la reine emmène des fragments du jardin familial dans une poche infrabuccale. Le mycélium transporté est injecté dans un court tunnel creusé dans le sol humide de la future fourmilière. Ce mycelium est ensuite engraisé avec du liquide fécal et croît rapidement au milieu des premiers œufs. Les larves qui éclosent sont nourries des débris du nouveau champignon et d'œufs brisés. Il ne prend que deux mois, à la température de 25° C, pour que le premier couvain se développe en ouvrières qui aussitôt prennent en main le soin de la reine, du couvain et du futur jardin.

Dans le nid des *Atta* (*A. sexdens*), les champignons prospèrent et sont cultivés dans un grand nombre de chambres, parfois plus de mille reliées par un réseau de galerie. Les ramifications souterraines des nids de ces fourmis sont profondes et s'étendent sur de grandes distances. Dans les élevages artificiels, comme celui du Museum de Genève (Bésuchet, 1977-1979), les nids secondaires à champignons sont nombreux et reliés par des corridors transparents. Il s'agit d'*Atta cephalotes* de Trinidad, mais, dans ces nids artificiels, les sexués ailés n'apparaissent jamais, sauf exceptionnellement les femelles (Besuchet, 1981).

Ce sont les *Atta* qui ont les plus grands nids. Ceux-ci sont formés dans le sol et les besoins économiques sont différents selon les espèces. *Atta sexdens* précédemment

cité se rencontre au contact des forêts et des prairies, *A. vollenweideri* dans les endroits découverts, *A. cephalotes* dans l'argile à l'ombre des arbres. Les nids varient beaucoup en taille et en forme selon les genres.

Le plus petit nid et le plus simple est celui de *Cyphomyrmex*, cultivateur de levure. Généralement, il se rencontre dans une cavité déjà existante dans le sol, dans l'humus sur les racines des épiphytes, sous l'écorce ou le bois pourri, dans une couille abandonnée.

Le jardin de champignons chez les espèces plus évoluées est lui même composé de meules de 15 à 30 cm et est soit posé sur le fond des cavités soit suspendu au plafond et fixé au radicules qui dépassent. La forme de ces champignons varie beaucoup selon les genres. Chez *Atta sexdens*, les cultures ont une structure spongieuse et ont la forme d'un demi-cercle. Les mycelia sont coupés continuellement et forment aussi des proliférations nodulaires, les gongylidia ou kohlrabi ou ambrosies ou encore bromaties. Ce sont ces structures qui ressemblent fort aux sphérules blanches des jardins de termites qui servent de nourriture aux fourmis. Ce sont les cultivatrices (ouvrières, naines et moyennes) qui par leurs sécrétions empêchent la prolifération d'une flore bactérienne et mycologique parasite et aussi la formation de sporophores, quelque fois obtenus artificiellement en culture.

Dans le cas d'*Atta cephalotes* déjà cité, le substrat des champignonnières est ainsi composé : feuilles fraîches 49 %, fleurs 44 %, brindilles 1 %, matériel végétal divers 3 %, non identifié 3 %. Ces morceaux de feuilles sont ramenés au nid en position verticale d'où le nom de fourmis-parasol. A l'intérieur du nid, ces feuilles sont finement divisées, imbibées de salive et d'excréments, puis placées dans le jardin et couvertes par le mycelium. C'est encore un problème non résolu de savoir si les glandes salivaires ou les excréta de ces fourmis contiennent ou non des antibiotiques. Ces antibiotiques proviendraient selon des recherches récentes seulement des glandes métaboliques.

Finalement, comme le mentionne Dumpert (1978), la part des fourmis dans la symbiose réside en ce que celles-ci amènent du matériel végétal, le préparent, détruisent les microorganismes, enrichissent le substratum, plantent le champignon lui-même, transportent les enzymes en provenance des autres régions du jardin et enlèvent les résidus de la culture et les formes parasites. Comme l'écrit Besuchet (1980), les fourmis champignonnistes sont les seuls représentants du régime animal, en dehors de l'homme (et partiellement les termites) à pratiquer une véritable agriculture. Ce que Besuchet (1977) qualifie de monoculture, avec arrosage, fumure, lutte biologique et climatisation.

En échange de ces services, les fourmis obtiennent la nourriture de ces champignons et aussi les enzymes qui semblent leur faire défaut et qui passant par le tube digestif des fourmis sont réutilisés dans la culture.

Contrairement à certains termites, ces fourmis n'ont pas de protozoaires endosymbiotiques qui digèrent la cellulose. Elles utilisent en guise d'endosymbiote des champignons qui décomposent la cellulose pour elles.

Il est à noter que les termites champignonnistes sont exclusivement limités à l'Ancien Monde et à la sous-famille des Macrotermitidae. Ces termites sont symbiotiques avec les champignons qui les aident à digérer la cellulose et n'ont pas non plus les protozoaires endosymbiotiques des autres termites. Ce sont ces termites qui occupent dans la région paléotropicale la niche écologique occupée par le fourmis Attines dans le Nouveau Monde.

En conclusion, les fourmis Attines sont spécialisées et chaque espèce de fourmis cultive son espèce ou sa variété de champignon et il est difficile de les en faire changer in vitro. Ces champignons semblent spéciaux aux fourmis qui les cultivent et on peut donc les qualifier de *Cryptogames cellulaires myrmecophiles*. Des *Cryptogames* vasculaires myrmécophiles sont connus dans la région tropicale parmi les Fougères. Nous les étudions ailleurs.

Seule la fonction de logement n'existe pas chez ces champignon à l'encontre du cas des Fougères qui généralement logent les fourmis dans le tubercule hypocotyle. A

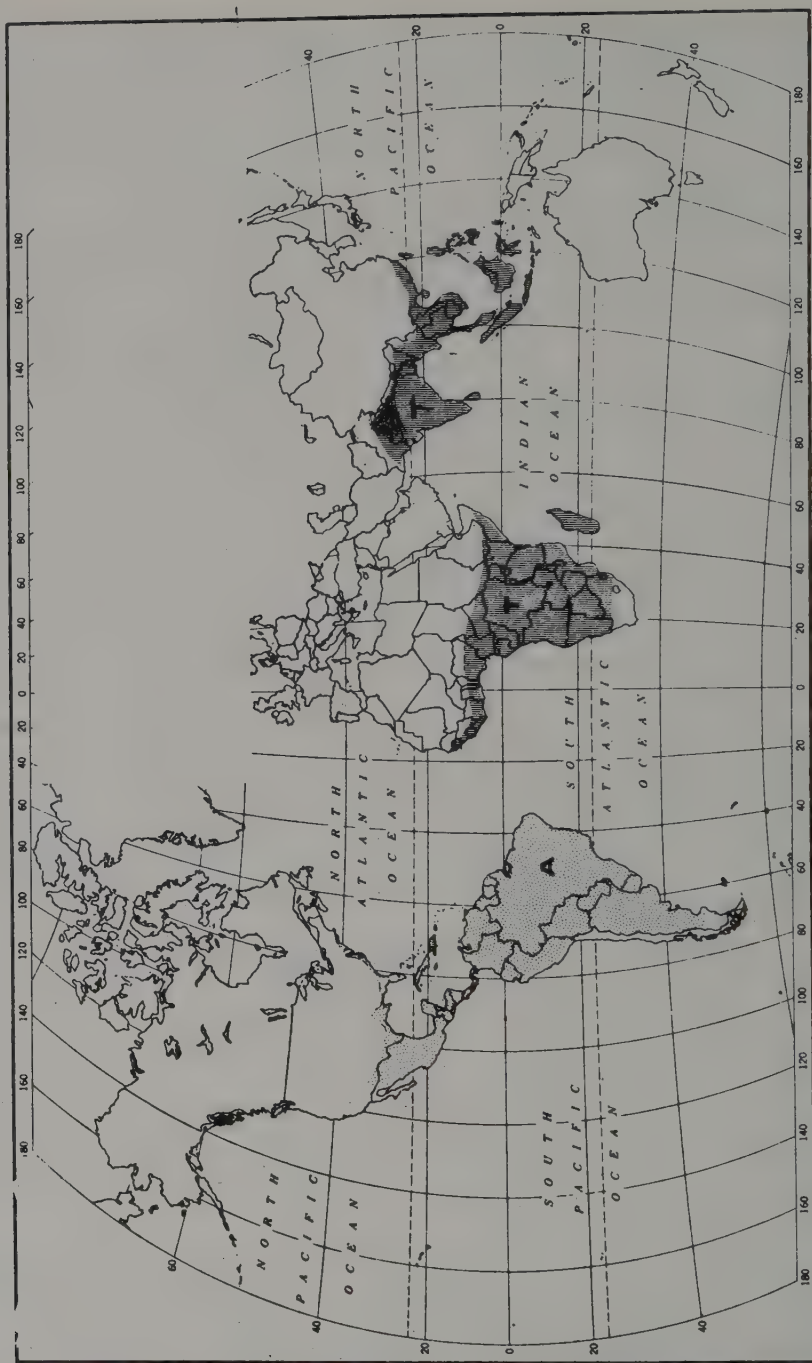


Fig. 9 — Distribution des fourmis *Atta* cultivatrices de champignons (A) et des *Macrotermite* cultivatrices de champignons (T) dans les Tropiques. on voit ainsi la vicariance des deux groupes (d'après Batra, 1979, simplifié).

vrai dire un seul cas de symbiose entre un champignon et son hôte, où le champignon fournit l'abri est connu. C'est le cas de certaines Coccidies (Homoptera) abritées par un *Septobasidium* qui prélève néanmoins une dîme en dévorant une partie de ses locataires.

Comme je le signalais dans un autre livre (P. Jolivet, 1983), chez les *Atta*, les naines ou minor cultivent le champignon et nourrissent les larves. Elles disséminent les spores et nettoient le jardin en détruisant les moisissures parasites. Les moyennes collectent surtout les feuilles et les emmènent au nid en files serrées. Une partie d'entre elles découpent aussi les feuilles en petits morceaux dans les nids (Forel, 1923).

Les grandes formes qui apparaissent à la fin ont surtout une fonction défensive, à l'image des soldats. Elles gardent les portes du nid et le défendent. Comme une colonie d'*Atta* peut défolier un arbre en une nuit, les dégâts sont considérables et les fourmis ont fait l'objet d'une lutte chimique intensive. Leur utilité cependant dans l'équilibre biologique est à présent reconnue. Des arbres, tels les *Acacia*, ont développé des substances répulsives ou toxiques pour lutter contre les coupeuses de feuilles. D'autres espèces d'*Acacia* ont utilisé la fonction myrmécophile, c'est-à-dire utilisé d'autres fourmis pour se défendre contre les défolieuses, ceci au prix d'une dépense énergétique (nourriture, abri) somme toute assez minime si l'on voit les avantages retirés.

Comme on l'a vu, la variété des techniques est considérable parmi les quelques 400 espèces champignonnistes connues. Si certaines espèces ne forment qu'un jardin, d'autres n'ont qu'une seule sorte d'ouvrières, d'autres ont des reines qui collectent aussi les feuilles. Parfois même le jardin à champignons est entouré d'une enveloppe. On est loin des immenses et complexes nids des *Atta*, mais l'évolution peut être suivie du plus simple au plus complexe et il s'agit ici certainement d'une coévolution des Cryptogames et de leur cultivateur.

En étudiant, à Costa Rica, *Atta cephalotes*, un groupe d'entomologistes de l'Université d'Iowa (Hubell, Wiemer et Adejare, 1983) ont découvert une quinzaine de plantes à effet fongicide. En effet, les experts notèrent que les coupeuses de feuilles évitaient systématiquement certaines plantes et ils voulurent en avoir le cœur net. Une des espèces à effet répulsif, *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae), la plante à ambre du Miocène en Amérique latine et une plante très commune dans la forêt néotropicale, est refusée par les *Atta*. Elle produit un terpénoïde, le caryophyllène époxyde, rejeté par les fourmis. L'idée première de l'équipe américaine était de trouver des insecticides botaniques nouveaux, mais à leur grande surprise, ils découvrirent des antibiotiques à effet antifongique non seulement sur les plantes mais aussi sur l'homme. C'est certainement la raison qui fait éviter à la fourmi, pourtant polyphage, ce genre de plantes pour pouvoir cultiver son champignon, le *Rozytes gongylophora*.

3. LA NUTRITION VÉGÉTALE DES FOURMIS

Dans le cas des fourmis moissonneuses Myrmicinae : *Messor* et autres, l'association avec les plantes est nécessaire mais guère spécifique. Ces fourmis nourrissent leurs larves avec des morceaux de graines. Dans les régions subdésertiques du Sahel en Afrique on voit un peu partout ces grands cratères creusés par ces fourmis qui sans cesse ramènent au nid des graines diverses notamment celles des Graminées sauvages. Ces relations fourmis-plantes ne sont pas uniques. Nombreuses sont les espèces de fourmis qui récoltent le miellat des galles ligneuses ou le nectar des fleurs. Certaines espèces sont d'efficaces pollinisatrices. D'autres moins, mais leur pouvoir de dissémination des graines dans le cas de certaines plantes myrmécophiles est important.

Les fourmis moissonneuses récoltent les graines tombées sur le sol mais

également les arrachent avec le calice sur les plantes en pied. Elles les épluchent et rejettent la paille et l'enveloppe sur un tas hors du nid. Le nid est approvisionné aux Tropiques pour la saison chaude quand l'activité est difficile ou impossible hors du nid. C'est en quelque sorte un grenier qui est entretenu afin d'éviter au maximum la moisissure et la fermentation des graines. Contrairement à ce qui se passe dans les déserts, l'époque de la disette est en hiver dans le midi de la France.

Ailleurs (P. Jolivet, 1981), j'ai mentionné que ces activités sont souvent responsables de la dissémination des graines et de leur germination au hasard autour de certains nids. Tandis que les fourmis moissonneuses stockent leurs graines dans des greniers, d'autres fourmis collectent les graines de plantes pour dévorer surtout la partie huileuse, les elaiosomes. La graine dépouillée de son corps huileux germe parfaitement, tandis que les moissonneuses qui mangent la plumule et la racine tuent la graine. Celles qui germent sont celles perdues en route.

A noter que les Myrmicinae moissonneuses des Tropiques sont des fourmis à aiguillon, donc piqueuses. Elles mâchent les graines mais si celles-ci, pour une raison quelconque, deviennent humides, elles les sortent du nid, les étalent, les sèchent et les rentrent à nouveau à l'intérieur après cette opération. Les graines machées et enrobées de salive se modifient et l'amidon sous l'effet des enzymes se transforme en sucre. Certaines graines, telles celles de *Viola*, plantes de climat frais de l'Hémisphère Nord mais aussi des montagnes tropicales, germent plus vite si elles sont transportées et déchirées par les fourmis, mais soulignons-le, ces graines ne sont ni stockées, ni mangées.

Normalement, dans le nid, les graines subissent une préparation et l'enveloppe est d'abord retirée. Le contenu des graines est ensuite mâché et imbibé des sécrétions de glandes labiales, de sorte que l'amidon devient maltose, puis glucose. Peut-être que les antibiotiques métathoraciques qui sont utilisés par les Attines dans leurs cultures de champignons, empêchent aussi la germination des graines chez les moissonneuses. L'antibiotique isolé est composite, acide et a été nommé : myrmicacine.

Il est à remarquer qu'à part les Attines peu de fourmis sont entièrement végétariennes. Occasionnellement ou totalement, beaucoup sont carnivores, mais même certaines des plus carnivores (Ponerines, *Anomma*) mangent des végétaux de temps en temps, surtout des fruits et absorbent les exsudats sucrés. Quelques Ponerines sont éventuellement aussi granivores.

Comme on l'a mentionné à propos des Attines, les fourmis sucent le jus des plantes, mais aussi d'autres fourmis sucent le nectar des nectaires et pseudo-nectaires souvent en protégeant la plante. L'utilisation du miellat des pucerons n'est qu'un stade intermédiaire entre la phytophagie directe et indirecte. Même les *Messor* ramènent parfois au nid des débris d'insectes, d'escargots, mais souvent aussi des fleurs, brins de bois, feuilles. Les graines dominent toujours cependant, mais ces fourmis ne sont pas totalement végétariennes.

Chez les *Messor*, il y a aussi division du travail et tandis qu'une partie des ouvrières s'en vont fourrager et moissonner, d'autres, à l'intérieur du nid, nettoient les graines et rejettent ce qui est inutile. Les *Messor* se livrent des combats entre fourmillières de la même espèce pour se dérober les graines accumulées. Les *Messor* (105 espèces) séparent parfois elles-mêmes les graines sur place, mais parfois aussi elles coupent à la base les tiges et transportent au nid une inflorescence de 100 à 250 graines. Cela est certes plus rapide que la décortication une par une de graines difficiles telles celles du trèfle (Bernard, 1971).

Il y a aussi, il ne faut pas l'oublier, dans le monde entier plus de 400 fourmis récoltant des graines et une trentaine collectant les fleurs (F. Bernard, 1971). *Aphaenogaster gemella*, fourmi d'Espagne et d'Afrique du Nord, transporte des pétales de Ciste. Les nids sont pleins de pétales, non seulement de Cistes, mais aussi de fleurs entières de Lavande, Thym, Composées, jamais de Légumineuses. Bernard cite une autre florivore au Sahara qui collecte les fleurs de *Zygophyllum*. Que font les fourmis de ces fleurs ? Cela est mal connu mais sans doute les mangent-elles ?

L'évolution des Myrmicinae depuis un type insectivore vers les espèces végétariennes est remarquable.

Caroll et al. (1981) ont rapporté un fait assez rare de mycophagie chez des fourmis non Attines, c'est-à-dire chez quatre *Aphaenogaster* américains qui mangent des Agaricales et en emmènent des morceaux à leur nid. Il s'agit de *Russula*, *Armillariella*, *Marasmiellus*, et *Amanita*.

4. LES FOURMIS MOISSONNEUSES

Le travail de Buckley (1982) traite en détail les deux aspects du problème des graines et des fourmis : la moisson et la myrmécochorie ou la dissémination des graines. Le livre lui-même détaille le problème des moissonneuses en Amérique du Nord et en Australie plus particulièrement. La récolte des graines est présentée, avec la récolte des feuilles par les *Atta*, comme étant le meilleur exemple de la prédation des plantes par les fourmis. Les fourmis récoltent les graines sur le sol, sur la plante et les ramènent au nid pour être mangées, stockées, ou données à dévorer aux larves. Dans certains cas, les larves retournent les substances nutritives aux ouvrières par trophallaxie soit orale, soit anale. Si les graines de céréales sont généralement préférées c'est quelles sont relativement pauvres en toxines (Janzen, 1971) et riches en lipides et en protéines. Il est évident qu'en ce qui concerne les moissonneuses, les relations sont généralement unilatérales en ce qu'elles profitent principalement aux fourmis, la graine étant cependant parfois protégée du feu ou des autres prédateurs, les rongeurs ou les oiseaux.

Les fourmis moissonneuses sont surtout répandues dans les parties désertiques du globe et stockent les graines dans des greniers ou des cases spécialisées durant la saison sèche. La taille de la graine récoltée dépend souvent de celle de l'ouvrière qui effectue la récolte, mais pas toujours car il y a aussi probablement des spécialisations chez certaines fourmis (*Pogonomyrmex*). Il y a aussi des spécialisations dans le choix des graines, non seulement selon les ouvrières mais aussi selon les espèces. Il y a donc compétition entre les espèces dans les déserts, au moins en Amérique du Nord, là du moins où les observations ont été faites. Il y a même des périodes d'activité et de récolte différentes entre les espèces mais le schéma semble être très semblable dans les zones arides et semi-arides.

Il est évident aussi que les fourmis moissonneuses entrent en compétition dans les zones arides avec les rongeurs qui souvent mieux organisés que les fourmis consomment beaucoup plus de graines. Dans certains cas, les *Dipodomys*, en Amérique du Nord, volent même les graines des greniers des *Pogonomyrmex* au printemps. La moisson s'effectue soit le jour soit la nuit selon les espèces de fourmis ou la période de l'année.

Nous verrons plus loin que les fourmis moissonneuses peuvent causer un problème d'économie agricole en certaines régions, mais le fait reste rare et de toute façon a beaucoup moins d'impact que chez les fourmis coupe feuilles de l'Amérique. De toute façon, la recherche des graines est soumise à la production, c'est-à-dire à la pluie dans les zones sèches comme au Nouveau Mexique. L'activité s'arrête parfois quand les greniers sont pleins (Whitford & Ettershank, 1975). La collecte individuelle est parfois utilisée quand les graines sont dispersées alors que les colonies de fourmis sont plus fréquentes quand les graines sont groupées (*Veromessor pergandei*). Certaines espèces « fourragent » individuellement, d'autres en groupe.

On a avancé le chiffre de 180 000 *Pogonomyrmex* par hectare dans une région désertique, mais d'autres auteurs (Ashton, 1979) estiment à 5 ou 6 millions d'individus par hectare dans une forêt australienne à *Eucalyptus*. Tevis (1958), cité par Buckley (1982) estime que *Veromessor pergandei* prélève 37 millions de graines par hectare par année dans le désert Moyave, ce qui est considérable. Des estimations supérieures ont même été émises pour le Colorado, le Nevada, et l'Australie occidentale. Bien

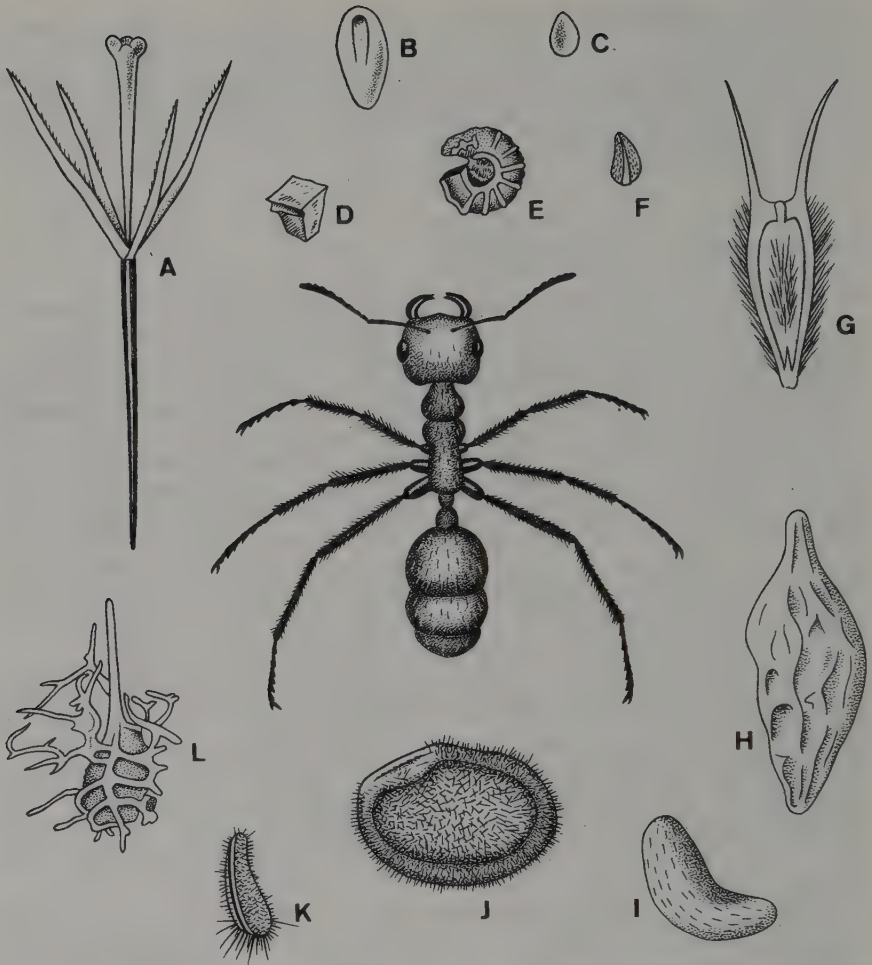


Fig. 10 — Ouvrière moyenne de *Veromessor pergandoi* (x7) avec les graines typiques collectées par les fourmis en Californie.

A : *Chaenactis fremontii*, graine. B : *Plantago insularis* var. *fastigiata*, graine. C : *Oenothera clavaeformis*, graine. D : *Mentzelia veatchiana*, graine. E : *Malvastrum exile*, carpelle. F : *Cryptantha angustifolia*, graine. G : *Geraea canescens*, graine. H : *Abronia villosa*, fruit usé par le sable. I : *Larrea divaricata*, graine. J : *Dithyrea californica*, cosse. K : *Pectocarya recurvata*, graine usée par le sable. L : *Atriplex canescens*, fruit usé par le sable (d'après L. Tevis, 1958).

que les graines de Dicotylédones contiennent des toxines, la sélectivité des fourmis décroît quand la nourriture est rare. Certaines graines telles celle d'*Eucalyptus regnans* dans le Victoria en Australie contiennent des substances sucrées attirantes pour les fourmis. (Ashton, 1979).

La dernière question est de savoir combien les fourmis moissonneuses dépendent des graines pour leur nourriture. On a vu plus haut que ces fourmis ne sont pas entièrement végétariennes, mais en réalité sont omnivores. Certaines en Côte d'Ivoire collectent 25 % d'Arthropodes et d'autres capturent des termites. Cependant certaines fourmis ont réellement acquis durant l'évolution des adaptations morphologiques, physiologiques ou des modifications du comportement pour la collecte des graines et la cléthrophagie.

4. LA MYRMÉCOCHORIE

Le transport des graines par les fourmis est comme on vient de le voir un phénomène fréquent, mais dans le cas des moissonneuses, il se traduit généralement, mais pas toujours, par des destruction des graines. Sernander (1906) a écrit une monographie des plantes européennes disséminées par les fourmis. Dans ce cas, la fourmi consomme la partie comestible de la graine (élaiosome) et aide ainsi à sa dissémination et à sa germination loin de la plante-mère. Schnell (1970) cite une fourmière de *Formica rufa* en Europe où ont été dénombrées 36 480 graines dont certaines provenaient de 70 m de distance. Cependant les distances de transport sont généralement beaucoup plus courtes. Il s'agissait surtout dans le cas des *Formica* de graines riches en huile telles celles de *Viola*, *Cyclamen*, *Corydalis*, *Melampyrum*, et *Chelidonium* (Ridley, 1930). Les graines de *Viola* sont partout récoltées, même dans les Tropiques où elles existent surtout en altitude. *Viola odorata* contient de l'acide ricinoléique et un diglycéride qui attirent spécialement les *Aphaenogaster*.

Dans le cas de la myrmécochorie, les fourmis collectent les diaspores, enlèvent les corps nourriciers et rejettent les graines. Il n'y a d'ailleurs pas de claire séparation entre les deux systèmes de récolte : les fourmis moissonneuses (*Veromessor*, *Pogonomyrmex*) en Californie collectent aussi les élaiosomes. Berg (1975) a séparé les fourmis récolteuses en récolteuses d'élaiosomes, généralistes et non récolteuses d'élaiosomes.

La myrmécochorie est surtout bien connue dans les zones tempérées mais elle est aussi connue dans les déserts américains et dans les Tropiques. En Australie, au moins 1500 espèces de plantes sont myrmécochores (Berg, 1975), contre 1000 en Afrique du Sud et 300 dans le reste du monde. C'est en Afrique Tropicale et en Amérique du Sud que les connaissances sont peu fournies. D'après Schnell (1970) la graine de *Turnera ulmifolia* à Sri Lanka est transportée par les fourmis attirées par son arille. Dokters van Leeuwen (1913) cite les myrmécophytes épiphytes de Java, les *Dischidia*, comme étant disséminées par les *Iridomyrmex*. Cette remarquable adaptation d'un myrmécophyte à la myrmécochorie n'est en rien unique. Il est en effet soupçonné pour les Rubiacées épiphytes et beaucoup d'autres plantes, car les fourmis agressives limitent la dissémination des baies adhésives par les oiseaux, qui eux sont les principaux disséminateurs des fruits des Loranthacées.

C'est toujours Schnell qui cite la fourmi *Messor barbatus* comme faisant provision de fruits d'*Anogeissus leiocarpus*, une Combrétacée, et contribuant ainsi à sa dissémination. Ceci ne peut être qu'accidentel les moissonneuses n'étant pas normalement myrmécochores.

D'après Berg (1975), 87 genres de plantes divisés en 23 familles sont myrmécochores en Australie. Buckley (1982) cite pour l'hémisphère Nord, les graines d'*Uvularia*, *Ulex*, *Roscoea*, *Cautleya*, *Trillium*, *Sanguinaria*, *Viola*, *Hepatica*, *Carex*, *Luzula*, *Claytonia*, *Anemone*, *Asarum*, *Corydalis*, *Disporum*, *Jeffersonia*, comme étant myrmécochores. Il y en a bien d'autres. Les anciennes listes de Ridley (1930) et de Van der Pijl (1972) sont là pour le prouver. De nombreuses fourmis disséminent les graines en zone tempérée et tropicale et beaucoup d'autres restent à découvrir.

Si Berg (1979) a étudié en détail l'ontogénie de l'élaiosome, il a pu être prouvé que celui-ci est dérivé d'une variété de tissus (Sernander, 1906 ; Ridley, 1930 ; Buckley, 1982) : raphe, péricarpe, ou réceptacle. Tandis que certains élaiosomes (*Viola*) sont riches en lipides, d'autres sont surtout riches en acides animés. Les élaiosomes varient aussi en couleur, car s'il sont généralement pâles et blancs, ils peuvent en Australie varier de l'orange au jaune ou au rouge vif.

La myrmécochorie dans les zones tempérées de l'hémisphère nord concerne surtout des plantes de printemps, tandis que les oiseaux dispersent des espèces murissant leurs fruits tardivement. En Australie on constate aussi des différences de couleur et de taille entre les diaspores disséminées par les oiseaux ou les fourmis.

Les distances sur lesquelles les graines sont transportées sont généralement

petites, sauf exception, mais elles permettent souvent aux plantules de se développer au-delà de l'ombre de la plante parente.

Il semble malgré tout que la myrmécochorie soit utile à la plante, car en Virginie, Culver & Beattie (1978-1980) mentionnent que toutes les graines de *Viola* non emportées par les fourmis furent mangées par les chenilles, les oiseaux ou les rongeurs. En gros, la myrmécochorie aide à la dispersion, non seulement ne détruit pas la graine mais favorise la germination en accroissant la perméabilité à l'eau et aux substances nutritives et enfin protège la graine des prédateurs. Le rejet des graines aux alentours du nid favorise généralement la germination car le sol est remué en cet endroit et plus riche en azote.

Le coût énergétique de la myrméchorie à la plante est triple : fabrication de l'élaiosome, protection de la graine, présentation de la diaspore. La graine doit en effet être dure pour ne pas être consommée ou posséder une défense chimique. En plus, de la myrmécochorie, la dispersion peut être doublée d'un effet d'éjection (autochorie), par exemple chez beaucoup de *Viola*. Des plantes peuvent aussi être dispersées par les oiseaux et les fourmis, tels quelques *Acacia* australiens et divers épiphytes.

Pourquoi les fourmis emmènent-elles généralement les diaspores complètes au nid et non seulement les élaiosomes ? Il y a à cela plusieurs explications. L'une d'entre elles est que la fourmi donne parfois l'élaiosome à consommer à sa larve et rejette ensuite la graine. Il est aussi possible que la fourmi ne puisse rester trop longtemps exposée à l'air libre aux prédateurs et n'aie pas le temps d'effectuer à l'extérieur l'opération. En tout cas, l'élaiosome est souvent la seule « poignée » disponible aux fourmis pour emporter la graine.

Il y a des adaptations spéciales de couleurs, de forme pour les diaspores notamment dans la façon de présenter l'élaiosome. Cependant la spécificité est faible pour les fourmis dans le choix des graines.

La myrmécochorie semble avoir évolué indépendamment dans différentes familles de plantes et les élaiosomes ont une origine tissulaire différente selon les graines.

5. LA POLLINISATION

Les fourmis ne semblent pas constituer de bonne pollinisatrices. Tout d'abord les ouvrières, les seules qui sortent du nid, sont relativement glabres, ne possèdent pas d'organe de collecte de pollen, ne sont pas munies d'ailes qui permettent un déplacement rapide de fleur en fleur. Hocking (1975) cite d'après Free (1970) certaines plantes d'importance économique qui sont cependant pollinisées par les fourmis *Theobroma cacao*, *Anacardium occidentale*, *Capsicum frutescens*, *Litchi sinensis*. Chez d'autres plantes, principalement fertilisées par les Hyménoptères volants (*Xylocopa*), l'importance des fourmis n'est pas négligeable, par exemple les Asclépiadacées du genre *Calotropis*. Proctor et Yeo (1973) citent également un certain nombre de plantes qui sont pollinisées réellement par les fourmis, telles que *Hernaria* (Caryophyllaceae) et *Trinia* (Umbelliferae). Néanmoins les fleurs de ces plantes sont odorantes. On peut aussi y ajouter *Glaux maritima* L., un halophyte en Norvège, et *Orthocarpus pusillus* aux USA (Faegri & Van der Pijl, 1966).

La plus grande partie de la pollinisation effectuée par ses fourmis est de l'auto-pollinisation et d'après Hocking, c'est une des raisons pour lesquelles les nectaires floraux de beaucoup de plantes sont protégés de la visite des fourmis par des surfaces adhésives (*Silene*, *Viscaria*), de l'eau (*Dipsacus*), des barrières de poils, des bordures glissantes recourbées, des pseudonectaires sur le calyce. La compétition avec les abeilles et les papillons semble ainsi sauvegardée (Lublock, 1929 ; Van der Pijl, 1954).

La présence de nectaires extrafloraux a donc été souvent interprétée comme

agissant en guise de barrière gardant les fourmis hors du calice, tout en leur permettant de défendre la plante contre l'éventuels agresseurs. Cette explication vaut ce qu'elle vaut car si le plus souvent les fourmis des pseudonectaires sont agressives, parfois elles ne le sont pas du tout. La pollinisation par les fourmis est en partie limitée à la toundra arctique ou alpine et le désert tropical chaud, où les autres pollinisateurs sont rares. Il y a cependant d'autres cas connus, même en Australie, en pays tempéré et en Israël.

Hickman (1974) mentionne *Polygonum cascadenense* comme étant une plante annuelle pollinisée par *Formica argentea* Wheeler en Oregon. Le transfert de pollen de l'anthère à la fourmi et de la fourmi au stigmate a été observé sur le terrain. La plante ne peut s'autopolliniser. Le même auteur décrit les caractéristiques des plantes pollinisées par les fourmis. Elles sont caractérisées par une dépense énergétique faible à la fois pour la plante et pour la fourmi. Ces plantes possèdent une courte tige, des nectaires accessibles, de petits grains de pollen, peu de nectar, peu de graines par fleur, et des fleurs sessiles.

Janzen a autrefois posé l'interrogation suivante (1977) : Pourquoi les fourmis ne visitent-elles pas les fleurs ? alors qu'en basse altitude aux Tropiques elles collectent toutes les autres sources de sucres. L'hypothèse avancée par Janzen est que le nectar contient des produits chimiques repoussants, indigestes ou toxiques pour les fourmis. Ce caractère très ancien, d'après Janzen, aurait été perdu aux Tropiques en altitude à une période plus récente. Le problème est longtemps débattu par Buckley (1982) et de nombreux auteurs ont effectué des recherches dans ce sens. Il est évident que le nectar floral contient des alcaloïdes et des phénols, mais cela n'empêche pas les fourmis de visiter les fleurs même en milieu tropical, bien que moins souvent que les pseudonectaires. Rico Gray (1980) mentionne les fourmis qui visitent les fleurs des *Avicennia*, plante de la mangrove au Mexique. La note de Janzen attira d'ailleurs beaucoup d'autres réponses : Schubart et Anderson (1978) démontrent que les fourmis qui ne visitent pas les fleurs de *Hibiscus rosa-sinensis* L., *Turnera ulmifolia* L., et *Passiflora edulis* Sims. et se concentrent normalement sur les pseudonectaires si ils existent boivent avidement au nectar floral si on perfore les corolles des fleurs. Ce ne serait donc pas une exclusion chimique. La conclusion de ces auteurs c'est que les fourmis ont été exclues des fleurs à cause de l'efficacité pollinisatrice supérieure des insectes ailés et des barrières morphologiques anti-fourmis (labelle, etc...). Comme alternative, les plantes ont produit des sources alimentaires plus faciles d'accès, tels que les nectaires extrafloraux qui combinés à l'agressivité naturelle des fourmis ont fourni en moyen de défense. Feinsinger et Swarm (1978) montrent que les fourmis peuvent consommer le nectar floral d'*Erythrina poeppigiana* et d'*E. fusca*, d'*Heliconia psittacorum*, à Trinidad, mais sont repoussées par celui d'*Hippobrome longiflora*. Il s'agirait donc de plusieurs possibilités offertes à la plante 1) sécrétion de composés sucrés anti-fourmis, 2) modification de la morphologie de la fleur, 3) acceptation, tolérance ou exploitation des fourmis pollinisatrices. Ces auteurs citent de nombreuses fleurs tropicales fréquentées par les fourmis, et le nectar répulsif n'est donc pas et de loin la règle générale.

L'analyse des acides aminés du nectar des fleurs faite par Baker & al. (1973-1975) a montré qu'ils existaient aussi dans les sécrétions des pseudonectaires, mais souvent différents, par exemple les acides aminés non protéiques sont plus communs dans le nectar extrafloral.

La signification adaptative du nectar toxique quand il existe a été considérée par Rhoades et Bergdahl (1980). Il est évident qu'il existe des nectars toxiques même pour les abeilles, ou pour le consommateur du miel comme celui de *Rhododendron*. Celui de *Senecio jacobaea* est toxique pour *Apis*. Il y a bien d'autres nectars toxiques pour les abeilles à cause des alcaloïdes, des phénols, du potassium, des quinones, etc. Les nectar de certaines espèces de plantes appartenant aux genres *Sophora*, *Fremontia*, *Allium*, *Tilia*, *Aesculus*, *Arbutus*, *Rhododendron*, *Astragalus*, *Corynocarpus*, *Angelica* peut être toxique pour les abeilles et autres pollinisateurs. (Baker et Baker, 1983). Selon les auteurs précédents, la présence de nectars toxiques serait

nécessaire afin de favoriser le transfert de pollens conspécifiques et éviter le gaspillage envers les voleurs de nectar. Les conclusions des auteurs sont plutôt hypothétiques. Les fleurs rares doivent provoquer moins de transfert de pollen conspécifique que les fleurs communes, donc, toujours d'après ces auteurs des adaptations sont nécessaires, telles que le nectar toxique pour sélectionner le pollinisateur privilégié et constant. Querrant et Fiedler (1981) ont trouvé que les nectars floraux de 25 espèces de plantes à Costa Rica étaient acceptables aux fourmis malgré les phénols, alcaloïdes et acides aminés non protéiques qu'ils contenaient. Il est donc possible que l'accès des fourmis au nectar floral soit empêché par les barrières mécaniques de la fleur (on l'a vu plus haut) ou par des substances repoussantes du tissu floral qui également protégerait le pollen. La contamination du nectar par le tissu floral serait ainsi produite par les fourmis mâchant à travers la corolle et aurait ainsi une valeur adaptative. En tout cas le fait avait été soupçonné auparavant par divers auteurs dont Van der Pijl.

L'effet répulsif envers les fourmis de certaines odeurs florales reste encore à être étudié (Van der Pijl, 1954, 1955).

Buckley (1982) accepte l'idée de barrières morphologiques, chimiques, et phénologiques entre fleurs et fourmis. La raison ? Elle n'est pas claire à première vue et seulement des hypothèses sont proposées : limitation des distances parcourues par les fourmis parce que non ailées, faible spécificité dans le choix des fleurs, inefficacité de pollinisatrice, enfin inhibition de la germination du pollen et de la croissance du tube pollinique par les sécrétions répandues sur le tégument des fourmis (Beattie & al., 1984). Iwanami & al. (1979) a aussi montré les effets inhibiteurs sur la germination du pollen de *Camellia* par la gelée royale et la myrmécine de la fourmi *Atta sexdens*. Il est vraisemblable que ces substances agissent comme fongicide et bactéricide pour les fourmis, mais leur effet accidentel sur le pollen aurait prévenu la pollinisation par les fourmis au moins pour certaines d'entre elles.

En conclusion, Buckley (loc. cit.) souligne que les fourmis ont des effets pernicieux et destructifs sur les fleurs, dérobant le nectar et diminuant l'attractivité du nectar et de la fleur pour les autres pollinisateurs. Wyatt (1980) a montré que les fourmis visitent fréquemment les fleurs d'*Asclepias carassavica* aux USA et réduisent le nectar disponible pour les papillons qui représentent les pollinisateurs légitimes et efficaces. Le vol du nectar par les fourmis apparaît aussi être un cas de mauvaise adaptation diminuant l'efficacité de la plante. Le phénomène est le même pour les autres Asclépiadacées comme les *Calotropis* où le pollinisateur normal est un *Xylocopa* ou un *Danaï* ou même pour une Protéacée australienne, le *Grevillea*. Cependant dans le cas du *Calotropis*, l'efficacité pollinisatrice de la fourmi est encore à préciser.

Les fourmis lorsqu'elles volent le nectar semblent être plus attirées par les fleurs à odeur agréable que par celles à mauvaise odeur (Galen, 1983). *Formica neorufibarbus* vole le nectar de *Polemonium viscosum* dans la région alpine du Colorado et cela réduit pour ces Polémoniacées la production des graines car en ce faisant les fourmis coupent le style ou mâchent l'étamine.

Signalons que des expériences de marquage-recapture des ouvrières de *Formica pallidefulva* visitant les nectaires d'*Euphorbia esula* dans le New Jersey ont révélé des formes de comportement individuel hautement spécialisés. Les fourmis retournent au même groupe de fleurs pendant une période de 2 semaines et même après ces deux semaines la moitié des ouvrières ont montré leur fidélité à la même plante. Ce fait n'est pas sans analogie avec ce qui se passe avec les abeilles et les bourdons et démontre l'efficacité des récolteuses (Fowler, 1983).

Ajoutons que parfois les fourmis symbiotiques dispersent les spores de quelques fougères tropicales (Dokters van Leeuwen, 1929). Enfin citons, d'après Ridley (1910) le cas éminemment original de l'arbre tropical *Goniothalamus ridleyi*, une Annonacée Indomalaise, cauliflore, et qui produit la plupart de ses fleurs à la base du tronc. De petites fourmis généralement accumulent de la terre au dessus des fleurs et les recouvrent entièrement tandis qu'elles sont encore en bouton. Elles collectent le nectar de ces fleurs et en ont ainsi le monopole tout en assurant la pollinisation. Les fleurs non recouvertes sont pleines d'insectes et échappent ainsi à ces fourmis.

Tableau 2. Champignons cultivés par les Attines. (Liste chronologique, d'après N.A. Weber, in Batra, 1979.)

Nom du Champignon	Fourmi	Remarques
<i>Rozites gongylophora</i> Moller, 1893 (Agaricaceae)	<i>Acromyrmex disciger</i>	Réel champignon de fourmis.
<i>Xylaria micrura</i> Spegazzini, 1899 (Xylariaceae)	<i>Acromyrmex lundii</i>	Sur les débris du nid. Pas prouvé qu'il s'agisse de champignon de fourmi.
<i>Bargellinia</i> ? Spegazzini, 1899 (Endomycetaceae)	<i>Acromyrmex lundii</i>	Hyphae sur tous les débris du nid.
<i>Rhizomorpha formicarum</i> Spegazzini, 1899 (Xylariaceae)	<i>Acromyrmex lundii</i>	Sous les morceaux de bois dans tout le nid.
<i>Tyridiomyces formicarum</i> Wheeler, 1907 (Cryptococaceae)	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	Levure du jardin à champignons.
<i>Xylaria micrura</i> Bruch, 1921 (Xylariaceae)	<i>Acromyrmex lundii</i>	Substrat rejeté hors du jardin. Pas de preuve absolue s'il s'agit d'un champignon à fourmis.
<i>Locellina Mazzuchii</i> Spegazzini, 1921 (Agaricaceae)	<i>Atta vollenweideri</i>	Sporophore au dessus du nid. Pas de preuve.
<i>Poroniopsis Bruchi</i> Spegazzini, 1921 (Sphaeropsidaceae)	<i>Acromyrmex</i> (<i>Moellerius</i>) <i>heyeri</i>	Sporophores issus du nid. Pas de preuve.
<i>Lentinus</i> sp. Weber, 1938 (Agaricaceae)	<i>Atta cephalotes</i>	Sporophores obtenus du nid. Pas de preuve.
<i>Rozites gongylophora</i> Auct. (Agaricaceae)	Divers <i>Atta</i> sp.	Identification basée sur les descriptions de Muller.
<i>Lepiota</i> sp. Weber, 1957 (Agaricaceae)	<i>Cyphomyrmex costatus</i>	Premiers sporophores élevés en culture.
<i>Lepiota</i> sp. Weber, 1966 (Agaricaceae)	<i>Myrmicocrypta buenzlii</i>	Sporophores élevés en culture. Même champignon que précédemment.
? <i>Actinomucor repens</i>	<i>Acromyrmex striatus</i>	Brésil. D'après Amouriq, 1973

Attamyces bromatificus
Kreisel, 1972
(F. imperfecti)

Atta insularis

Mycelium Stérile du jardin.

Phialocladus zsoldii
Kreisel, 1972
(F. imperfecti)

Atta insularis

Contaminant ?

Aspergillus
Lehmann, 1975
(F. imperfecti)

Attini évolués et Macrotermi- Contaminant ?
tinae

CHAPITRE 5

CLASSIFICATION ET RÉPARTITION DES MYRMÉCOPHYTES LES CORPS NOURRICIERS LES DOMATIES

Les vrais myrmécophytes ou plantes ayant des relations régulières avec les Fourmis sont celles offrant le logement (myrmécodominiques) ou la nourriture (myrmécotrophiques) ou les deux à la fois (myrmécoxéniques). En réalité, nous laissons de côté ici les seules plantes à pseudonectaires pour ne conserver que celles fournissant des corps nourriciers (avec ou sans nectaires) ou le logement. Généralement, celles qui fournissent les corps nourriciers fournissent aussi le logement, le contraire n'étant pas vrai. Nous parlerons aussi d'une autre forme de corps nourriciers, les perlules qui comme les pseudonectaires ne sont pas liés à une véritable myrmécophilie.

Contrairement à ce que pensait Bequaert (1922), les habitations fournies par les *Clerodendrum* ne sont pas des galles, car il y a eu confusion chez beaucoup d'auteurs entre des galles fréquentées sur ces plantes, mais non fréquentées par les fourmis, et les tiges creuses. Les *Clerodendrum* seront donc considérés ici comme des myrmécophytes vrais.

1. CLASSIFICATION ET RÉPARTITION DES MYRMÉCOPHYTES

Il est difficile d'établir une classification cohérente des myrmécophytes et nous en passerons en revue plusieurs. Tout d'abord, d'un point de vue morphologique nous considérerons celle de Wheeler (1975), un peu modifiée. Parmi ces éléments, certains sont à éliminer, car il ne s'agit pas de myrmécophytes vrais.

a. Cavités caulinaires

Il est évident que toute tige creuse ou contenant de la moelle, avec des orifices naturels ou faciles à percer sera occupée par les fourmis. Certaines de ces plantes sont plus « myrmécophiles » que d'autres. On peut citer pour le Vieux Monde : *Cuviera*, *Nauclea*, *Uncaria*, *Canthium*, *Randia* (Rubiaceae), *Myristica* (Myristicaceae), *Clerodendrum*, *Vitex* (Verbenaceae), *Kibara* (Monimiaceae), *Macaranga* (Euphorbiaceae), *Bambusa* (Gramineae) *Schotia*, *Humboldtia* (Leguminosae). Certaines espèces de ces genres ont des cavités préformées, au moins dans les tiges anciennes. On peut citer aussi *Endospermum* (Euphorbiaceae) et *Juglans* (Juglandaceae) qui ont une tige remplie de moelle et plus ou moins creusée par les fourmis, au moins chez certaines espèces.

Parmi les genres du Nouveau Monde, à tige creuse, habitées par les fourmis on peut citer *Cecropia*, *Coussapoa* (Urticaceae), *Triplaris* *Coccoloba*, *Ruprechtia*

(Polygonaceae), *Tachigalea* (Verbenaceae), *Tachia*, *Pterocarpus* (Leguminosae), *Ficus* (Moraceae), *Cordia* (Ehretiaceae), *Duroia* (Rubiaceae), *Pterocladon* (Melastomataceae), *Bombax* (Bombaceae), *Cladium* (Cyperaceae). Les espèces de ces genres ont parfois des cavités internes creuses, préformées. Par contre, *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae), *Sapium* (Euphorbiaceae), *Norantea* (Marcgraviaceae), cette dernière plante dotée de bractées nectarifères, *Platymiscium* (Leguminosae), *Sambucus* (Sambucaceae), ont toutes de la moelle. La différence entre les deux sortes de tiges avec ou sans moelle est d'ailleurs assez subtile.

Cette revue n'est que superficielle et il est bien difficile de classer des structures non homologues où le degré d'adaptation varie beaucoup. Il s'agit donc de tiges



Fig. 11 — A : *Macaranga caladifolia* Beccari (Euphorbiacées). Rameau fructifère avec orifice d'entrée des fourmis.

B : *Korthalsia angustifolia* Blume, de Bornéo, (Palmae). Portion terminale d'une tige avec un ocrea et le début d'une fronde.

C : *Endospermum formicarum* Beccari (Euphorbiacées), Rameau dénudé avec des orifices d'entrée pour les fourmis (d'après Beccari, 1884).

creuses ou creusées par les fourmis, mais généralement la cavité est préexistante ou tout au moins la moelle se désagrège d'elle même avec l'âge de la plante (*Clerodendrum*).

Ces myrmécodomaties se présentent sous forme de tiges creuses sans modification (*Clerodendrum*, *Vitex*) avec un pore qui correspond souvent avec la chute du pétiole foliaire, soit sous la forme de renflements creux s'ouvrant par un pore. Elles semblent préexister chez les Urticacées du genre *Cecropia* où le tronc et les branches sont creuses excepté aux nœuds où il existe des septa minces. Les espèces myrmécophiles ne contiennent généralement pas de latex. Dans les *Cecropia*, les *Azteca* construisent un nid de carton à l'intérieur d'une dilatation interne creusée par les fourmis.

b. Tubercules, bulbes, pseudobulbes, racines et structures bulbaires

Beaucoup de myrmécophytes appartiennent à ce groupe essentiellement artificiel, sauf en ce qu'il réunit des plantes utilisant une partie basale renflée pour abriter les fourmis. Le plus célèbre exemple est celui des Rubiacées indomalaises des genres *Myrmecodia* et *Hydnophytum* et quelques autres. On en reparlera plus loin. Ces plantes, généralement épiphytes, mais pas toujours, produisent de larges pseudo-bulbes (axe hypocotyle), courts, enflés, épineux ou non, remplis de cavités préformées, pratiquement toujours dans leur région d'origine occupées par les fourmis (*Iridomyrmex* ou autres). Plusieurs fougères de l'Asie du Sud-Est et de l'Amérique Tropicale abritent des fourmis en leur rhizôme perforé (*Lecanopteris*, *Solanopteris*, *Polypodium* etc.). Certaines Orchidées (*Grammatophyllum*, *Schomburgkia*) hébergent aussi des fourmis en leur pseudobulbe.

c. Ascidies ou poches sur feuilles ou pétiole. Structures foliaires

Les pétioles foliacés droits ou enroulés de certaines plantes à urnes telles que ceux de *Nepenthes bicalcarata* sont souvent creux et habités par les fourmis. Nous reviendrons plus loin sur le cas extraordinaire d'une plante carnivore hébergeant des fourmis et cité par Beccari (1884-1886). On savait que beaucoup de ces plantes attiraient les pollinisateurs par le nectar de leurs fleurs et attiraient les insectes dans leurs pièges par maints artifices visuels et olfactifs, y joindre encore la myrmécophilie est pousser la spécialisation plus loin encore. En Amérique du Nord, également, diverses espèces de fourmis habitent les anciennes urnes de la plante carnivore *Sarracenia*, une fois qu'elles ne sont plus fonctionnelles. *Sarracenia* comprend environ 10 espèces sur la côte orientale des USA.

Plus adaptée aux fourmis, est l'ascidie ou urne de *Dischidia rafflesiana*, une Asclépiadacée épiphyte du Sud-Est Asiatique et de l'Australie. On l'a longtemps crue carnivore, mais il n'en est rien. Toutes les 80 espèces connues de *Dischidia* n'ont pas cette structure et toutes les étapes adaptatives se rencontrent de la feuille plate et ronde à l'urne, généralement simple, parfois double.

Le meilleur exemple est celui de *Cola marsupium*, une Sterculiacée africaine, décrite par Schnell et al. (1966). C'est la seule myrmécophile connue parmi un grand nombre d'espèces. Deux poches existent de part et d'autre de la nervure médiane du limbe. Elles sont constituées par un bombement du limbe sur la face supérieure et s'ouvrent à la face inférieure par des fentes. Chez *Scaphopetalum thonneri* Wild. et Dur, une autre Sterculiacée africaine, une poche unique, impaire, existe sur chaque feuille.

En réalité, ces structures foliaires se présentent soit en forme de poches, soit en forme de replis laminaires. Chez les Melastomatacées américaines, des poches paires sont connues chez *Tococa*, *Maieta* et quelques autres, étudiées récemment par

Christine Bitaillon (1982). Ces poches sont situées à la base du limbe ou au sommet du pétiole.

En Amérique du Sud, on peut aussi citer les genres *Microphysca*, *Calophysa*, *Myrmidone* (Melastomataceae) et *Hirtella* (Chrysobalanaceae). Toutes ces plantes ont des dilatations gonflées en poche sur le pétiole ou à la base de la feuille toujours occupées par les fourmis.

Chez *Gardenia imperialis*, plante africaine, la base du limbe présente des replis latéraux rappelant les domaties en ourlets. Parfois, il existe de véritables oreillettes. Parfois les *Crematogaster africana* édifient de petites constructions munies d'un pore. Schnell (1966) compare ces structures avec celle de *Duroia saccifera*, une Rubiacée myrmécophile américaine. Chez un *Macaranga* africain, *M. saccifera*, contrairement aux espèces asiatiques, ce sont les stipules repliés qui constituent les cavités habitées.

d) Espaces entre ou sous les feuilles

Nombreuses sont les espèces qui présentent de tels logements à fourmis. Quelques espèces de *Dischidia* abritent seulement les fourmis sous leurs feuilles collées au tronc d'un arbre par les racines adventives, sans posséder l'urne. Les palmiers indo-malais du genre *Korthalsia* comprennent 35 espèces. Quelques uns comme *K. horrida* Beccari sont myrmécophiles, les fourmis vivant dans les fourreaux des feuilles, les ochrea épineux. Ces fourreaux sont élargis et en forme de bateau et appliqués contre la tige. Ils contiennent aussi une cavité.

Beaucoup d'autres plantes avec des feuilles repliées à l'intérieur les unes sur les autres (équitantes) fournissent aux fourmis de semblables logements, tels *Calamus amplexans* (Palmeae), un rattan épineux et lianiforme, tel même le bananier quoique l'humidité entretenue par les feuilles repliées soit généralement plus propice à d'autres insectes que les fourmis.

Dans l'Amérique Tropicale, certains *Tillandsia* épiphytes (Bromeliaceae) sont habités par les fourmis, mais pas tous tant la morphologie des espèces du genre est variable. Wheeler (1925) cite des tiges compactes qui abritaient des colonies de 3 ou 4 espèces de fourmis dans les espaces entre les feuilles enveloppantes. La différence ici entre myrmécophytes vrais (à domaties réelles) et nids aériens de fourmis est faible et chez les Broméliacées épiphytes les formes de passage sont nombreuses.

e. Epines, structures stipulaires

Plusieurs espèces d'*Acacia* en Amérique Tropicale (*A. spadicigera*, *A. sphaerocephala*, *A. hindsii*, etc..) mais pas tous loin de là, et quelques autres en Afrique Orientale (*A. drepanolobium*, *A. segal*, var. *fistula*, *A. zanzibarica*, etc..) portent des paires d'épines de taille et de forme diverse, mais toujours très fortement agrandies, gonflées et remplies d'un tissu fragile qui disparaît rapidement, sont seul, soit après avoir été mâché par les fourmis. Ces fourmis mâchent à travers les sommets pointus et pénètrent par un trou au sommet (Amérique) ou à la base, (Afrique), mais ces trous se développent d'eux mêmes parfois sans fourmis, comme c'est le cas à Dakar avec des arbres importés. Nous reviendrons plus loin sur ces nids originaux. Les *Acacia* américains sont les seuls à posséder des corps nourriciers alors qu'ils partagent les pseudonectaires avec beaucoup d'autres espèces notamment en Australie.

f. Gousses

Des gousses séchées, surtout de Légumineuses, peuvent être utilisées par les fourmis comme logement après que les graines en ont été expulsées ou sont pourries. *Camponotus inaequalis* est cité par Wheeler (loc. cit.) de Cuba dans un tel nid. Cela

n'a évidemment rien à voir avec des domaties et n'est comme les cas suivant que l'utilisation passive d'un logement vide.

g. Galles

Les galles ont été considérées auparavant. Comme précédemment, il n'y a pas d'adaptations spéciales et juste l'occupation d'un logis vide. Cependant, les fourmis utilisant souvent les sécrétions sucrées de certaines galles, il pourrait y avoir une attirance vers ce type de logis. Nous ne considérerons donc dans cette classification que les cas de a) à e) qui représentent souvent des adaptations particulières à la myrmécophilie.

Voyons donc à présent quelle est la distribution des myrmécophytes. A vrai dire, ils sont tous tropicaux et se rencontrent en majorité en Amérique Tropicale, Asie et Océanie. En Afrique, les cas sont plus rares et les adaptations moins parfaites. Aucun cas n'est connu des régions tempérées de l'hémisphère nord.

Bequaert (1922) cite 42 myrmécophytes (15.7 %) en Afrique, contre 111 (43.4 %) en Amérique et 109 (40.8 %) en Indo-Malaisie. Ces nombres sont très approximatifs et sont à reviser mais ils n'en soulignent pas moins la pauvreté de l'Afrique. Il est certain que la flore africaine est en général moins riche et diversifiée que celle de l'Asie et de l'Amazonie, mais cela ne suffit pas à tout expliquer. Peut-être est-ce dû (Schnell, loc. cit.) à un établissement plus tardif de la grande forêt.

Généralement ces phénomènes se sont développés en zone tropicale humide avec toutefois l'exception des *Acacia* à stipules hypertrophiées largement distribuées en zone sèche en Afrique et au Mexique. Les *Acacia* australiens bien que dotés de pseudonectaires n'ont pas d'adaptation spéciale à stipules creuses.

On a souvent lié la myrmécophilie aux zones inondables, pauvres en éléments nutritifs et privant les fourmis de l'utilisation du sol pour construire leurs nids. Schnell cite les *Cecropia*, *Triplaris*, *Tococa*, *Maieta*, *Calophysa*, *Myrmidone* comme provenant de régions périodiquement inondées et Chodat (1917) cite même un *Acacia*, *A. cavenia* du Paraguay, également en zone humide temporaire.

Les myrmécophytes se rencontrent à tous les niveaux. Tout d'abord, ils sont fréquents dans la mangrove, les zones inondées de rivière comme on vient de le voir, là où le sol est pauvre et peu propice à l'établissement de fourmilières. On les retrouve aussi dans les forêts de plaine et de moyenne altitude et enfin en zone alpine où certaines espèces comme les Rubiacées épiphytes de Nouvelle Guinée, les *Myrmecodia*, poussent à même le sol à partir de 3500m dans les sphaignes au dessus de la « moss forest » et parmi les fougères arborescentes. Il est évident que ces myrmécophytes qui sont communs vers 1500m (*Myrmecodia*, *Hydnophytum*, *Dischidia*) sont plus rares en altitude mais on retrouve dans les Andes le *Tococa pterocalyx* sur le versant humide.

En vérité, les myrmécophytes ne sont pas liées aux zones inondables mais la seule condition générale est la chaleur tropicale sans saison froide.

Nous donnerons ensuite une description des myrmécophytes et des hémimyrmécophytes, région par région et nous verrons que leur nombre est beaucoup plus important que l'on croit. Aux Tropiques, beaucoup de plantes sont myrmécophiles d'une façon ou d'une autre et il est impossible de les répertorier toutes.

Avec Schnell (1970), nous donnons ci-dessous une liste très restreinte qui sera plus ou moins complétée ultérieurement.

Fougères : Citons *Lecanopteris curtisii*, une Polypodiacee de Malaisie à rhizomes habités et enflés. De la même région indo-australienne et appartenant à la même famille, d'autres espèces de *Polypodium*, *Phymatodes*, *Drynaria* et *Pleopeltis* contiennent des fourmis. Il est parfois difficile de démêler les synonymies. Le seul genre de fougère myrmécophile en Amérique tropicale, *Solanopteris* avec quatre espèces dont la plus connue est *S. brunei* (Wercklé), la « potato fern », possède des rhizomes envahis de fourmis.

Palmiers : Ils sont nombreux. Citons parmi d'autres *Korthalsia*, *Daemonorops* en Indo-Malaisie.

Orchidées épiphytes : *Schomburgkia* (Amérique), *Grammatophyllum* (Malaisie).

Asclépiadacées : *Dischidia* (Indo-malaisie), *Hoya*.

Ehretiacees : *Cordia* (Amérique tropicale).

Euphorbiacées : *Endospermum* (Malaisie), *Macaranga* (Asie).

Gentianacées : *Tachia* (Amérique).

Lauracées : *Pleurothyrium*, (Pérou), *Ocotea* (Amérique Tropicale).

Légumineuses : *Acacia*, *Sclerolobium* (Amérique), *Acacia* (Afrique Orientale), *Humboldtia* (Asie).

Potaliacées : *Fagraea* (Indo-Malaisie).

Melastomatacées : *Maieta*, *Myrmidone*, *Tococa*, *Microphysca*, *Calophysa* (Amérique), *Pachycentria*, *Medinilla* (Indo-malaisie).

Moracées : *Cecropia* (Amérique).

Méliacées : *Chisocheton*, *Aphanamixis* (Indo-malaisie).

Myristicacées : *Myristica* (Indo-malaisie)

Passifloracées : *Barteria* (Afrique).

Polygonacées : *Triplaris*, *Coccoloba* (Amérique Tropicale).

Rubiacees : *Myrmecodia*, *Hydnophytum*, *Myrmedoma*, *Myrmephytum* (Indo-Malaisie, Australie) *Duroia*, *Remijia* (Amérique), Ce dernier genre est connu comme contenant de la quinine sous l'écorce. *Canthium*, *Cuviera*, *Gardenia*, *Nauclea*, *Uncaria* (Afrique).

Sterculiacées : *Cola*, *Scaphopetalum* (Afrique).

Verbénacées : *Vitex* (Afrique).

Il est évident que beaucoup de ces genres sont soit néotropicaux, soit à distribution mixte Afrique-Asie, mais que seulement le continent où se trouvent les espèces myrmécophiles est cité. De toute façon, parfois seulement quelques espèces du genre incriminé sont myrmécophiles, rarement toutes les espèces du genre ce qui est le cas des Rubiacées épiphytes, de quelques fougères, etc. Les listes de Wheeler (1942) sur la région néotropicale et de Bequaert (1922) sur l'Afrique complètent largement la liste de Schnell et nous y reviendrons lors de la description des plantes région par région.

2. LES CORPS NOURRICIERS

On sait que les fourmis ont besoin de sucres et de protéines. Elles trouvent une certaine quantité d'acides aminés et de lipides dans le nectar extrafloral dont on a parlé plus haut. Certaines espèces qui sont carnivores comme les *Oecophylles* utilisent les cochenilles pour les sucres et la capture des insectes pour la nourriture protéidique. Chez certaines fourmis vivant à l'intérieur de structures myrmécophiles, la plante fournit parfois les sucres par des pseudonectaires et les protéines et lipides par des corpuscules spéciaux qui ont été nommés *beltiens*, *beccariens* et *mülleriens*, selon les cas. D'autres corps analogues existent et sont formés par des plantes qui bien que non myrmécophytes attirent les fourmis par ces substances spéciales.

En réalité, les corps nourriciers sont relativement rares et strictement localisés dans les Tropiques ; à l'exception de quelques perlules rencontrées sur des plantes des régions tempérées.

Table 3. Corps nourriciers d'après Buckley, 1982 (modifié)

Plante	Fourmi	Corps Nourricier	Composition
<i>Acacia</i>	<i>Pseudomyrmex</i>	Beltien	Proteines & Lipides
<i>Cecropia</i>	<i>Azteca</i>	Müllerien	Glycogène, Lipides & Proteines
<i>Macaranga</i>	<i>Crematogaster</i>	Beccarien	Lipides
<i>Ochroma</i> etc.	Diverses ssp.	Perliformes	Lipides
<i>Piper</i>	<i>Pheidole</i>	Pas nommé	Proteines & Lipides

a. Corps mülleriens

Dédiés à Fritz Müller qui étudia les *Imbauba* et découvrit le premier ces corpuscules. Ceux-ci sont connus de plantes de la région néotropicale, notamment sur les *Cecropia peltata* et *C. adenopus* appelés aussi « trumpet tree », bois canot ou Pao de imbauba. Le nom de bois trompette vient de l'usage qu'en font les Indiens Uaupés. La base du pétiole est élargie et comporte un trichilium ou coussin poilu dans lequel les corpuscules de Müller sont formés. Ceux-ci sont jaunes ou rouges, elliptiques, à peu près de la taille d'un grain de mil. Les corpuscules sont enfoncés dans le matelas poilu du trichilium. De nouveaux corpuscules sont formés quand les vieux sont mangés par les *Azteca*. Ces corpuscules contiennent des substances huileuses et protéiniques et sont facilement détachés et emportés par les fourmis.

Le genre *Cecropia* est quelque peu intermédiaire entre les Urticacées et les Moracées. Il est intéressant de noter que chez une espèce de *Cecropia*, la tige est recouverte de cire ce qui la rend glissante et empêche les *Atta* de grimper. Cette espèce est dépourvue de corpuscules de Müller et de fourmis. Plusieurs autres espèces de *Cecropia* présentent le même caractère myrmécophile que *C. peltata* et peut être aussi le genre sud-africain *Pourouma* (Urticacées).

Rickson (1971-1973) a mis en évidence un plastide contenant du glycogène identique au glycogène animal dans les corps mülleriens de *Cecropia peltata* alors que les plastides dans les cellules de la feuille, du pétiole et de la tige contiennent des chloroplastes ordinaires à amidon. Ceci peut être en relation avec la nutrition animale des fourmis. Selon Rickson (1976), le corps müllerien à l'état de maturité est multicellulaire et riche en lipides et glycogène.

A noter aussi que d'après Rickson (1977), on constate une perte progressive des caractères myrmécophiles de *Cecropia peltata* depuis l'Amérique Centrale, Trinidad et Tobago où ces caractères sont intacts jusqu'à Porto Rico où ces structures sont perdues totalement. Des stades intermédiaires se retrouvent dans les petites Antilles. Janzen avait déjà mentionné que seulement 1,8 % des *Cecropia peltata* de Porto Rico possédaient des restes de trichilium et des corps mülleriens. Andrade (1982) conclut à l'utilité de ces corpuscules mülleriens à l'égal des pseudonectaires, bien que dans un autre article il doute de l'utilité des *Azteca* dans le cas de *Cecropia lyratiloba* du Brésil.

Rickson et al. (1975) décrivent une invasion sans doute accidentelle des tissus mülleriens de *Cecropia obtusifolia* par un Ascomycète. Rickson (1976) décrit en détail le développement anatomique du trichilium foliaire et des corps de Müller de *Cecropia peltata* L. Rappelons que le trichilium est riche en tannins.

b. Corps beltien

Chez divers *Acacia* américains, dont *A. sphaerocephala*, les épines sont habitées par des colonies de fourmis et les fourmis boivent au nectar extrafloral situé sur son

pétiole. Des corps nourriciers jaunes ou blanchâtres en forme de saucisse se trouvent au sommet des folioles basales. Ces corps beltiens comme on les a nommés en l'honneur du naturaliste explorateur correspondent d'après Schnell à une absence de différenciation laminaire du sommet de leur limbe. Ils consistent en cellules parenchymateuses contenant des substances protéiniques. Les fourmis qui habitent ces épines appartiennent au genre *Pseudomyrmex*.

En réalité, chez *Acacia cornigera*, le corps beltien est produit au sommet de chaque rachis et pinnule. Ces corpuscules servent alors de nourriture à *Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith. Le corpuscule comprend un épiderme, un hypoderme, un cortex et un faisceau vasculaire central (Rickson, 1969).

c. Corps beccariens

Les *Macaranga* sont des arbres communs de la forêt secondaire indo-malaise. Le genre, une Euphorbiacée, comprend 280 espèces répandues en Afrique tropicale, Madagascar, Indomalaisie, Australie et Pacifique. Seuls quelques espèces du Sud-Est asiatique présentent les corps beccariens et ces adaptations remarquables que sont les tiges creuses habitées par les fourmis. Sur les 25 espèces malaises, seulement 9 abritent des fourmis du genre *Crematogaster*. La myrmécophilie des *Macaranga* en Afrique est différente : on l'a vu : stipules en poche et pas d'adaptations spéciales. Une espèce, *Macaranga caladiifolia* Beccari et quelques autres fournit de la nourriture directement aux fourmis sous la forme de corps nourriciers, des granulations blanches produites sous la face inférieure des stipules ou des jeunes feuilles. Ces corps, baptisés récemment corps beccariens par Rickson (1980) en l'honneur de l'éminent botaniste explorateur italien Odoardo Beccari, sont recueillis et donnés aux larves de fourmis à l'intérieur de la tige.

Les neuf espèces de *Macaranga* indo-malais à domaties possèdent également des corps beccariens. Chez *M. triloba* Muell, les corpuscules sont développés sur la partie inférieure des stipules retournés, tandis que chez *M. hypoleuca* Muell, ils sont répartis sur la surface abaxiale des jeunes feuilles (Rickson, 1980). Les corpuscules des deux espèces sont très riches en lipides, contiennent des grains d'amidon et possèdent un hyaloplasme très dense. Une étude anatomique détaillée, est donnée par Rickson.

d. Corpuscules perliformes

Ces corpuscules appelés aussi perlules, pearl bodies ou perldruses sont produits par de nombreuses espèces de plantes hémimymécophytes de la région néotropicale et tempérée. En gros, ces substances sont riches en lipides et protéines et liées à la sécrétion de pseudonectaires. Elles semblent maintenir efficacement les fourmis sur la feuille (O'Dowd, 1980-1982).

Ces corpuscules, souvent des trichomes modifiés ou des élévations qui souvent ressemblent à de minuscules perles sont éparpillées en grand nombre sur les surfaces des plantes vertes. D'après Rettig (1904) in Wheeler (1925) elles sont très caractéristiques de certaines Vitacées, Pipéracées, Mélastomatacées, et Urticacées. Elles sont rares chez les Moracées, Bignoniacées, et Sterculiacées. C'est Rettig qui a détecté les perlules sur les feuilles de *Cecropia* alors que les autres auteurs n'y avaient vu que les corpuscules mülleriens. Ces perlules ont été étudiées par Meyen (1837), Penzig (1892), Rouppert (1926) et beaucoup d'autres.

Rouppert (1926) distingue 3 sortes de perlules : des trichomes unicellulaires, des trichomes plitocellulaires et des émergences. Il les signale chez 16 familles de plantes dont un Gymnosperme le *Gnetum* et des Dicotylédones. Jusqu'à maintenant les perlules n'ont pas été observées sur Monocotylédones. Il mentionne donc les Acanthaceae, Begoniaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Moraceae, Papilionaceae, et Caesalpinaceae, (Légumineuses), Piperaceae, Rubiaceae, Sterculiaceae, Urticaceae, Vitaceae, Leaceae. De nom-

breuses Vitaceae possèdent des perlules dont la commune vigne européenne *Vitis vinifera*.

Rouppert mentionne pour les perlules les localisations sous-stomatique sous-trichomatique et sans localisation précise. Il atteste la présence chez les perlules de lipides, de protéines et parfois de sucres. Leur pression osmotique est élevée. Toujours d'après le même auteur, ces perlules ressemblent à des excroissances glanduleuses, d'un blanc mat ou opalin, globuleuses. Ces corpuscules en forme de sphère ou de ballon, sont adhérents à l'épiderme auxquels ils sont rattachés par une sorte de support ou de col étroit provenant de l'étranglement de leur partie inférieure.

D'après Wheeler (1925), chez *Bunchosia gaudichaudiana*, Malpighiacée américaine, ces corpuscules sont visités par les *Crematogaster* et les *Cryptocerus*. Par contre, d'autres espèces asiatiques des genres *Gnetum* (Gnetales), *Leea* (Leeaceae) et *Pterospermum* (Sterculiaceae) qui possèdent ces glandes ne seraient pas visitées par les fourmis. Cela reste toutefois à vérifier car Wheeler ne l'a pas observé personnellement.

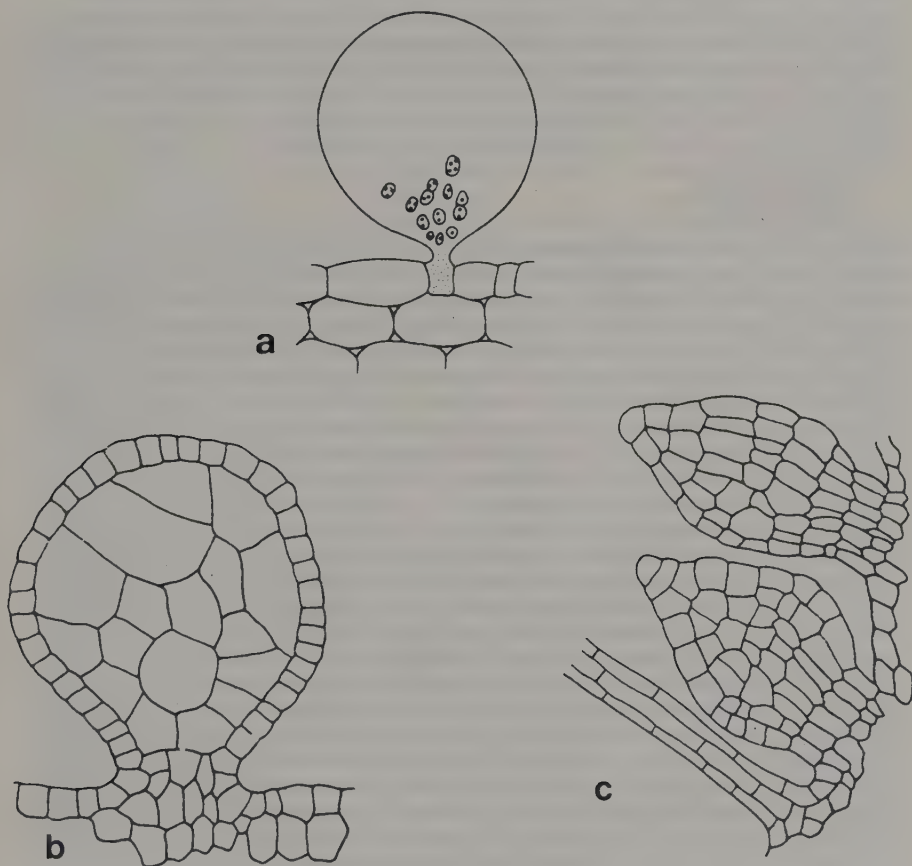


Fig. 12 — Types de perlules d'après divers auteurs (in O'Dowd, 1982) ;
 a : sur épiderme d'*Artanthe cordifolia* (Piperaceae) x 325 ;
 b : sur *Leea hirsutus* (Leeaceae) x 65 ;
 c : perlules des stipules modifiés de *Pterospermum javanicum* (Sterculiaceae), x 125.

O'Dowd (1980-1982) a tout particulièrement étudié les perlules d'*Ochroma pyramidale*, le balsa tree sudaméricain, une Bombacaceae de la forêt secondaire. Il s'agit de corpuscules multicellulaires, sphériques, ou en forme de massue, caractérisés par des vésicules intracellulaires lipidiques. Le contenu des perlules d'après O'Dowd s'apparente dans ce cas aux lipides des élaïosomes. Les perlules semblent être essentiellement liées aux activités des fourmis car 1) leur production est liée à la sécrétion des pseudonectaires foliaires, 2) ils sont abondants sur les plantes cultivées en serre (402 perlules en moyenne par feuille), mais non dans la nature où les fourmis les récoltent au fur et à mesure de leur croissance 3) ils sont faciles à détacher de la feuille, 4) quatre espèces de fourmis les récoltent et les emmènent au nid. En gros, d'après O'Dowd la production des perlules représente environ 25 % de celle dédiée à la production de nectar foliaire chez les jeunes plants. L'origine des perlules dans ce cas serait à rechercher dans les trichomes sécréteurs.

Pour l'auteur américain (O'Dowd, 1979), les fourmis sont maintenues sur la plante par le double système pseudonectaires/perlules et le résultat est positif pour la plante.

En gros toujours d'après le même auteur (1982), les perlules dont la taille est petite (0,5 x 3 mm) stockent cependant de relativement grandes quantités de lipides. Elles sont largement distribuées chez les Dicotylédones et ont été reportées de 19 familles (3 de plus que Rouppert) et de 50 genres, surtout d'affinités tropicales ou subtropicales. Dans 48 % des cas, ces perlules sont associées à d'autres structures myrmécophiles, telles les domaties ou les pseudonectaires. Les productions sont parallèles et en corrélation. L'étude récente de O'Dowd constitue une excellente mise au point du problème.

Risch et Rickson (1981) ont décrit sur la surface abaxiale des bords du pétiole de *Piper cenocladum*, une Pipéracée de Costa-Rica, des corpuscules nourriciers unicellulaires. Ces corpuscules sont récoltés et consommés par les fourmis. La cellule nourricière (300 à 500 μ m) de diamètre a un cytoplasme dense et riche en protéines et en gouttelettes lipidiques (10,7 % de protéines, 21 % de carbohydrates, 22,2 % de lipides). Ce *Piper* est un véritable myrmécophyte et il semble se constituer un véritable mutualisme entre plante et fourmis. L'originalité du système est que la présence des fourmis semble être nécessaire à la production des corps nourriciers. Quand les fourmis sont enlevées expérimentalement, la production des corps nourriciers cesse et quand les fourmis réenvahissent la plante la production recommence. C'est la première description d'une telle relation où le tissu nourricier est induit par l'insecte qui s'en nourrit.

Les trois plantes qui produisent des corps nourriciers plus complexes, *Cecropia*, *Acacia*, *Macaranga*, produisent des corps nourriciers en serre et en l'absence de fourmis. Seul, jusqu'à plus ample informé, ce *Piper* est lié dans sa production à la présence de *Pheidole bicornis* et la relation semble spécifique car d'autres *Pheidole* ne semblent pas produire le phénomène.

Risch (1977-1982) qui a tout particulièrement étudié les relations entre trois espèces de *Piper* de Costa Rica et les fourmis du genre *Pheidole* est arrivé à la conclusion suivante : les plantes fournissent des abris de deux sortes, pétioles et tige, et des corps nourriciers riches en huile. Les relations sont estimées positives de type mutualiste car les fourmis enrichissent la tige en azote, détruisent les lianes envahissantes et les œufs des insectes phytophages, non tolérés. En gros, d'après Risch, corps nourriciers et domaties semblent être nettement des phénomènes adaptatifs.

Pour Wheeler (1925), à la fois, les corps nourriciers et les perlules sont des glandes modifiées et ajustées à une fonction bien précise : la nourriture des fourmis. Elles diffèrent essentiellement des pseudonectaires quand à leur structure et à leur production.

e. Moelle et autres tissus végétaux

Dahl (1901) mentionne certaines fourmis de l'archipel Bismarck et leurs larves qui dévorent la moelle à l'intérieur des tiges de *Clerodendrum* et von Ihering (1907) cite *Azteca mülleri* mangeant les tissus qui poussent autour de la perforation à travers laquelle elle pénètre dans les tiges creuses de *Cecropia*. Dans ces deux cas on peut être sceptique : personne n'a réellement observé une fourmi mangeant la moelle à l'intérieur d'une tige de *Clerodendrum*. Ensuite si la fourmi aide au creusement des ouvertures plus ou moins performées, elle n'est pas responsable à elle seule de la disparition de la moelle qui se désagrège naturellement avec l'âge. Ce ne sont pas les seules relations plantes/fourmis et il est certain que parfois certaines fourmis dévorent les champignons qui poussent naturellement à l'intérieur des domaties (*Iridomyrmex* et *Myrmecodia*). Évidemment elles ne cultivent pas les champignons comme le font les *Atta*. Il reste encore beaucoup à trouver sur les relations trophiques des fourmis avec les végétaux.

Rickson (1979) cite les fleurs des *Calycanthus*, pollinisées par les Coléoptères, qui mangent un tissu riche en protéines développé au sommet des tépales, étamines et staminodes. Comme pour les tissus spéciaux développés par d'autres plantes telles les Orchidées, il y a une analogie certaine avec les corps nourriciers ou perlules, « destinés » aux fourmis.

3. LES DOMATIES

Nous abordons maintenant brièvement les logement végétaux à fourmis. Ces logements sont de toutes sortes depuis les simples tiges creuses ou creusées des *Cecropia* et des *Clerodendrum* ou *Vitex*, jusqu'aux logis sophistiqués des Rubiacées épiphytes indo-malaises et aux épines stipulaires des *Acacia* tropicaux. L'adaptation semble accidentelle dans le cas des *Clerodendrum* qui par ailleurs ne fournissent que les sucres et beaucoup plus perfectionnée dans le cas des *Cecropia* qui fournissent nectaires et corpuscules de Müller. Sans compter le logement. Il est évident ici que nous ne faisons que survoler le problème si complexe et si vaste. Région par région, nous entrerons plus tard dans plus de détail.

Comme le souligne Schnell (1970), les structures myrmécodomes peuvent être foliaires, caulinaires, ou stipulaires. Les stipules peuvent être involués comme chez *Macaranga saccifera*, espèce africaine, dont les stipules de grande taille sont contournées en urne. Dans les urnes vit *Crematogaster africana*. Ou alors les stipules sont vides et percés en haut ou en bas comme pour les *Acacia* américains ou africains. Il peut arriver aussi (Schnell, 1970 ; Wildeman, 1932) que des structures non spécialisées soient habitées par les fourmis, tel le calice surmontant le fruit de *Randia eetveldeana* de Wild. et Dur., une Rubiacée africaine. Selon Wildeman, il s'agirait d'une myrmécodomatie accidentelle. Nous dirons plutôt un hémimymécophyte, car pas plus que dans le cas du spathe de *Cyrtosperma* mentionné précédemment, il ne s'agit d'un habitat modifié.

Dans les chapitres suivants, nous décrirons les plantes myrmécophiles, principalement myrmécodomes, en les classant région après région et suivant les familles. Nous commencerons par l'Amérique en essayant de ne pas entrer dans trop de détails. Les problèmes phylogéniques ou physiologiques seront traités plus loin.

CHAPITRE 6

LES PLANTES AMÉRICAINES

Wheeler (1942) a fait le point des myrmécophytes américaines, mais les travaux récents de Janzen ont éclairci bien des points soulignant l'utilité dans certains cas de l'association plantes/fourmis.

La région américaine, c'est-à-dire de l'Amérique centrale jusqu'au sud du continent, est avec l'Asie la zone la plus riche et la plus diversifiée en myrmécophytes. On est d'ailleurs loin de les connaître toutes.

Citons ici quelques myrmécophytes américaines d'après divers auteurs :

1. PTÉRIDOPHYTES : *Solenopteris*.
2. ORCHIDACÉES : Toutes sont épiphytes. *Diacrium*, *Schomburgkia*, *Epidendrum*.
3. BROMÉLIACÉES : *Tillandsia*, *Wittmackia*, *Aechmaea*, *Catopsis*.
4. PIPERACÉES : *Piper*.
5. URTICACÉES : *Cecropia*, *Pourouma*, *Coussapoa*.
6. POLYGONACÉES : *Triplaris*, *Coccoloba*, *Ruprechtia*, *Symmeria*.
7. LAURACÉES : *Pleurothyrium*, *Ocotea*.
8. CHRYSOBALANACÉES : *Hirtella*.
9. LÉGUMINEUSES : *Acacia*, *Sclerolobium*, *Tachigalia*, *Platymiscium*.
10. EUPHORBIACÉES : *Mabea*, *Sapium*.
11. MELASTOMATACÉES : *Maieta*, *Myrmidone*, *Tococa*, *Miconia*, *Microphysca*, *Clidemia*, *Pterocladon*, *Leandra*, *Ossaea*.
12. EHRÉTIACÉES : Famille voisine des Boraginacées. *Cordia*.
13. GENTIANACÉES : *Tachia*.
14. RUBIACÉES : *Duroia*, *Remijia*, *Patima*.

Cette liste est très incomplète, mais il est difficile de mentionner des plantes qui ne sont pas sûrement des myrmécophytes. Nous nous efforcerons de la suivre dans la description des genres.

1. PTERIDOPHYTES

Les Ptéridophytes sudaméricains ont été oubliés par certains auteurs mais Bequaert (1922) dans sa remarquable étude des myrmécophytes du monde les mentionne sous le nom de *Polypodium*. L'espèce de Costa Rica qu'il nomme *Polypodium brunei* Werckle est décrite comme possédant de petits bulbes de 2 à 2.5 cm de diamètre fixés par de petits pédoncules aux côtés du rhizome (d'où le nom de potato fern). Ces bulbes sont brun ou brun violacé, creux, munis d'un orifice et divisés en 4 ou 5 larges cavités. Ule (1906) et Senn (1910) les considèrent comme des réservoirs aqueux et non comme des domaties. En réalité, il semble que la plante combine successivement les deux fonctions comme nous le verrons plus loin.

Le genre *Solenopteris* a été décrit par Copeland (1951) avec comme type l'espèce *Polypodium bifrons* Hooker, récoltée sur un arbre en Equateur. Les tubercules

succulents contenant des fourmis. L'espèce *S. brunei* (Werkle) a été étudiée en détail par Gomez (1974-1977) et *S. bifrons* (Hooker) et *S. Bismarckii* Rauh par Rauh (1955-1973). Une quatrième espèce a été décrite de l'Equateur : *S. tuberosum* (Maxon). Toutes ces espèces sont américaines et leur distribution s'étend de Costa-Rica au Pérou. Toutes sont épiphytes dans la forêt tropicale humide, la « dense canopy forest », très rarement dans les formations boisées secondaires.

Le nombre de travaux consacrés aux potato ferns sont nombreux : Ule (1906), Christ (1909-1910), Senn (1910), Bower (1923), Rauh (1955-1973), Hagemann (1969), Wagner (1972), Gomez (1955-1973), etc.

Ces plantes sont uniques dans le Nouveau Monde avec leurs rhizomes prolongés latéralement en pseudotubercules abritant des fourmis (rhizomes secondaires modifiés).

L'association avec les fourmis est très fréquente, sinon générale. Gomez (1974) a trouvé six espèces de fourmis sur la plante, mais *Azteca* sp. (*A. traili* var *filicis* Forel) est toujours présente dans le tubercule et semble spécifique à la plante. Les tubercules sont utilisés comme chambres pour le couvain et la reine y pond régulièrement. Les reines fondatrices utilisent les tubercules de fougères en développement souvent à proximité et sur le même arbre que la colonie originelle. Deux espèces de *Camponotus*, deux espèces de *Pheidole* et *Solenopsis germinata* peuvent se rencontrer aux alentours de la fougère, mais habitent les couches de l'écorce ou ont leur nid à la base de l'arbre et visitent les nectaires de la plante support. *Camponotus* est souvent trouvé à l'intérieur des tubercules avec *Azteca* ou seul. Il s'établit une sorte de parabiose sensu Forel et *Azteca* en cas d'attaque se défend féroceement mais *Camponotus* peut se joindre à *Azteca* pour défendre le nid et la fougère. L'*Azteca* ne semble pas cependant présenter un effet « allélopathique » contre la végétation voisine contrairement à ce qui se passe avec beaucoup d'autres myrmécophytes. Il est vrai qu'elle ne semble défendre qu'un épiphyte et non un arbre tout entier comme dans le cas des *Acacia*.

Jamais les *Solenopteris* ne poussent sur *Cecropia* un autre myrmécophyte, mais cela peut tout aussi être dû à la différence d'habitat, car *Cecropia* est essentiellement un arbre de la forêt secondaire. Par contre, les fougères ont été trouvées sur certains myrmécophytes dont *Tococa*.

De nombreux insectes vivent à l'intérieur des pseudobulbes (endobiontes) dont certains Staphylinidae et Pseudococcidae, ceux-là utilisés par les fourmis. D'autres espèces sont ectobiontes et dévorent le feuillage, tels des Coléoptères Chrysomelidae et Erotylidae. Rappelons que ce fait ne retire rien de l'efficacité de l'association ou comme l'écrit Levin (1976) cité par Gerson (1979) : « no defence is sacrosanct ». Des Chrysomélides ont des moyens de défense efficaces et d'autres espèces sont bien tolérées et acceptées. Cela se retrouve pour tous les myrmécophytes. Gomez (1977) conclut à une évolution parallèle (coévolution) entre fougères et fourmis.

Donc, d'après Gomez, l'association est bien mutualiste en ce sens que les fourmis sont logées et obtiennent au début dans l'intérieur de la plante une fourniture abondante de matériel sucré (glucose, fructose, polysaccharides, aldéhydes), dans les cellules parenchymateuses des tissus des tubercules. D'autre part, la plante bénéficie de l'humus et des excreta accumulés par les fourmis et absorbés par les racines internes, du CO₂ dégagé par les fourmis et de la défense contre les intrus, car les fourmis sont féroces et surtout attaquent au moindre attouchement.

Il semble que quand les pseudotubercules ont un an ils perdent leur rigidité, se flétrissent, rétrécissent et leur volume restant est pris par la masse de débris spongieux qui absorbe et retient la pluie. Les racines internes absorbent donc à ce moment l'eau accumulée. Tous ces caractères sont donc très voisins par convergence de ceux des Rubiacées épiphytes de l'Asie, mais ceux-ci ont une durée de vie bien supérieure.

Le siphon d'entrée des tubercules vers les cavités intérieures se développe précocement et indépendamment des fourmis et le système interne des racines a son origine dans le faisceau vasculaire autour du col du siphon. Le siphon se développe vers le bas et non vers le haut car il ne collecte pas l'eau. La moelle à l'intérieur du

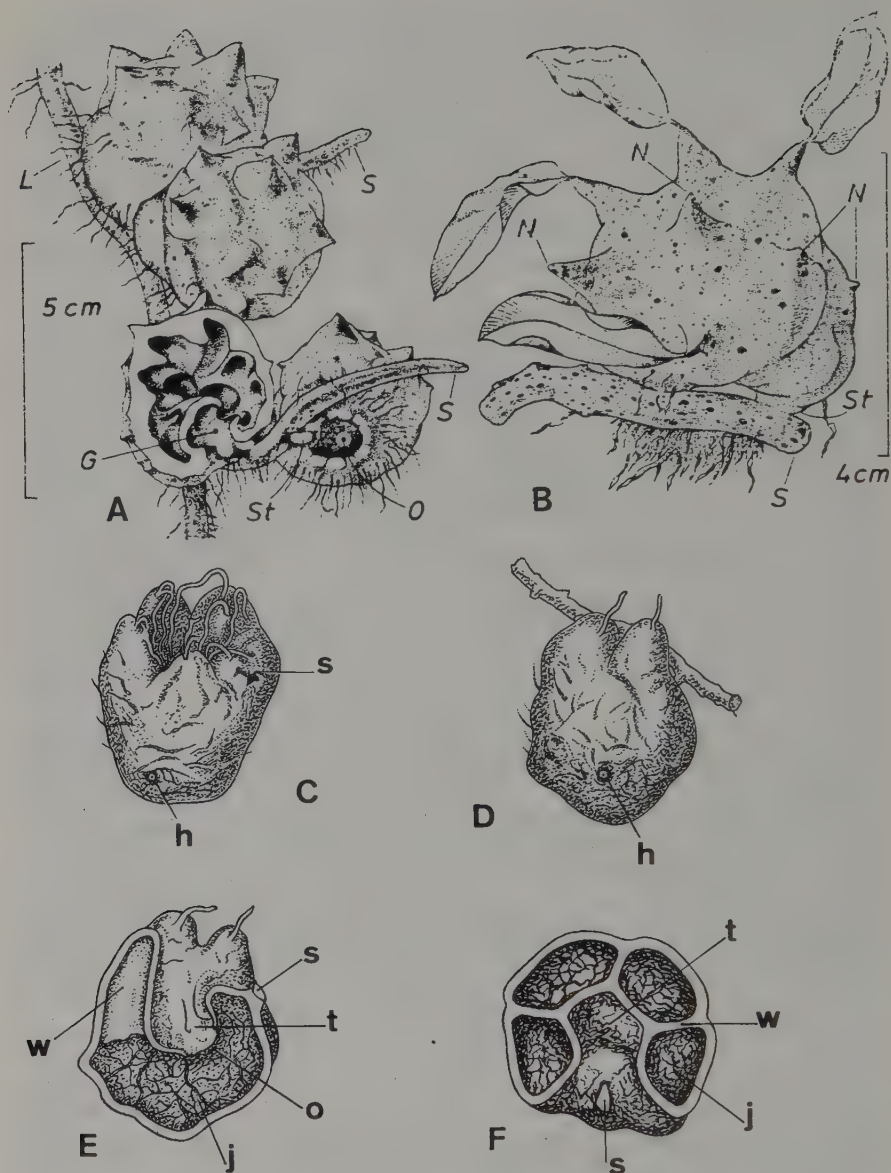


Fig. 13 — A : *Solanopteris Bismarckii* Rauch Rhizôme allongé (L) avec les branches latérales (S) et les bulbes. O : ouverture des bulbes ; G : trou d'entrée à l'intérieur du bulbe ; St : courte tige de jonction du bulbe ;

B : Bulbe isolé de *S. Bismarckii* agrandi avec les feuilles. N : cicatrice d'une feuille tombée (d'après Rauh, 1973).

C-F : Bulbe de *Solanopteris brunei* (Werckle) H : Bosse ; J : Intérieur du bulbe ; O : Ouverture intérieure du bulbe ; S : Insertion de la tige ; T : Entonnoir à fourmis du bulbe ; W : cloison (d'après Senn, 1910).

cylindre vasculaire est lysée naturellement tôt dans le développement et la cavité centrale apparaît comme une ouverture du côté ventral du tubercule. Ainsi donc, les espaces intercellulaires semblent se lyser d'eux-mêmes, bien que les fourmis contribuent semble-t-il un peu à leur destruction, en dévorant certaines cellules sucrées. Les parois intérieures se couvrent ensuite d'un épiderme interne, unicellulaire, qui délimite les cavités et renforce les parois et les partitions. Ces cellules ressemblent à une granulation éparses.

Lorsque les tubercules se désagrègent, ils sont envahis par une petite blatte (*Latiblatella* sp.) et un charançon Cryptorhynchinae. Il semble aussi, d'après Gomez, que le tubercule sécrète des aldéhydes (allomones) qui attirent les *Azteca* vers la faible couche parenchymateuse que cèle faiblement le siphon d'entrée. Même sans les fourmis cette formation disparaît d'elle-même. Gomez signale que les *Azteca* elles-mêmes sentent fortement le benzaldehyde ce qui n'est probablement pas une coïncidence.

Les tissus nutritifs de la fougère peuvent se comparer aux corps nourriciers de certains myrmécophytes et il est même possible que de semblables sources sucrées existent aussi chez les Rubiacées épiphytes asiatiques car, transplantées dans les Tropiques, ces plantes se peuplent immédiatement de fourmis, normalement à nids terrioles. Le fait est encore à étudier.

Une chose curieuse est que cette fougère est la seule myrmécophyte en Amérique alors que de nombreuses Polypodiacées apparentées ne possèdent pas cette particularité. De plus très peu de fougères ont produit des tiges (rhizomes) dimorphiques montrant ainsi une division du travail avec des tubercules provenant des branches latérales du rhizome. Les surfaces du tubercule généralement montrent huit petites protubérances, 4 dorsalement qui sont homologues aux bases des feuilles et 4 ventralement qui correspondent à des rameaux latéraux. Ces caractéristiques sont confirmées par Hagemann (1969).

Spruce (1908) cite une fougère épiphyte amazonienne associée irrégulièrement avec les fourmis : *Polypodium schomburgkianum* Kunze. Elle a un rhizome aplati, dans lequel les fourmis nidifient. L'association est assez lâche cependant.

2. ORCHIDACEES

Une des familles les plus évoluées des Monocotylédones et des plus diversifiées : 735 genres, sans compter les hybrides, et plus de 17.000 espèces. La plupart sont épiphytes dans les forêts tropicales. Quelques genres néotropicaux montrent des caractères myrmécophiles. Ce sont :

Diacrium Lindley.

Un genre de Trinidad, de Guyane et du Vénézuëla. Quatre espèces sont connues. Bequaert (1922) cite *D. bicornutum* (Hooker) qui a une tige enflée, normalement creuse, et contenant des fourmis. Il semble que les pseudobulbes, même en l'absence de fourmis, développent toujours à leur base une fente donnant accès à la cavité interne. Rappelons qu'un pseudobulbe consiste en un ou plusieurs entre-nœuds épaissis de la tige, formés chaque année.

Schomburgkia Lindley. (= *Laelia* proparte).

Ce genre comprend 17 espèces du Mexique, Amérique Centrale, Antilles et Amérique Tropicale jusqu'au Pérou. Quelques unes d'entre elles, ont des pseudobulbes creux. *S. tibicinis* (Bateman) en Amérique Centrale d'après Bequaert des pseudobulbes volumineux, allongés, qui sont creux avec un revêtement interne doux. Ces cavités sont occupées par des fourmis. Une petite ouverture est percée à la base du pseudobulbe. Il s'agit donc d'un véritable myrmécophyte (Ames et Correll,

1953). Mayr (1862) a signalé la fourmi *Neoponera villosa* (Fabricius) dans les pseudobulbes de l'orchidée au Mexique. Les fourmis suivantes ont été identifiées (Wheeler, 1942) dans ces Orchidées :

Monomorium floricola Jerdon dans les bulbes d'*Epidendrum imatophyllum* Lindley au Honduras. Le genre *Epidendrum* comprend plus de 400 espèces dans la région néotropicale.

Crematogaster armandi Forel. Orchidée indéterminée.

Crematogaster limata F. Smith chez *Diacrium bilamellatum* Hensl. à Panama.

Azteca tonduzi Forel. Dans une orchidée indéterminée au Costa Rica.

Azteca velox Forel chez *Diacrium bicornutum* à Costa Rica.

Dolichoderus bispinosus Olivier dans une Orchidée indéterminée à Costa Rica.

A propos de la finalité de l'association, Janzen (1972) souligne que les fourmis protègent réellement les orchidées, car, quand durant la saison sèche, les orchidées produisent un long pétiole fleuri les fourmis pendant cette période deviennent particulièrement actives. A Costa Rica, des bandes de graisse furent mises sur le pétiole pour isoler les fourmis et les fleurs furent aussitôt détruites par les phytophages. On sait que les ennemis des Orchidées sont nombreux et que même des Coléoptères du genre *Lema* les attaquent dans les Tropiques.

3. BROMELIACEES

Il s'agit d'une vaste famille surtout composée d'épiphytes, exclusivement américaine et composée de 44 genres et de 1400 espèces.

Tillandsia Linné.

Ce genre comprend près de 500 espèces, presque toutes épiphytes, avec une forme en rosette. Chez les espèces myrmécophytes les feuilles sont fortement resserrées et l'eau n'y pénètre pas. Les fourmis pénètrent dans les cavités basilaires qui sont essentiellement constituées par les espaces laissés libres entre les bases des feuilles. Les ouvertures sont à la base de ces mêmes feuilles. Il semble que les bases des feuilles soient capables d'absorber les produits nitrogenés produits par les fourmis. L'association plante/fourmi a été étudiée par Schimper (1884), Wheeler (1942), Benzing (1970, 1976, 1978), et Huxley (1980). Vivant au voisinage et dans les *Tillandsia*, Wheeler cite 68 espèces de fourmis dont 13 *Crematogaster*. Skwarra (1930) décrit les Broméliacées à fourmis du Mexique et en figure quelques espèces. Dans son livre « The Biology of the Bromeliads », Benzing (1980) écrit ceci : *Tillandsia bulbosa*, *T. caput-medusae*, *T. butzii* et quelques espèces aériennes apparentées sont bulbeuses avec une base enflée comme un oignon d'où sortent une douzaine au moins de feuilles tordues. *T. caput-medusae* est ainsi nommée parce que ses feuilles sont tordues et ressemblent à la créature mythologique la Méduse. Plus la plante est sèche plus les feuilles sont tordues. Plutôt que de retenir l'eau et les débris, les petites chambres en lentille de la base du pied abritent les fourmis et d'autres arthropodes. Les occupants entrent et sortent de ces cavités à travers des trous percés dans le bulbe ou si ils sont assez petits, ils s'échappent par la rainure étroite produite par la feuille enroulée.

Pour Benzing, il s'agit de vrais myrmécophytes. En gros ces *Tillandsia* représentent une variation intéressante du type réservoir, car au lieu d'ouvrir en dessus, leurs bases foliaires sont resserrées au sommet formant des cavités inférieures avec un accès difficile. La possibilité du stockage de l'eau est pratiquement exclue pour ces plantes. La fourmi peut protéger la plante, mais à coup sûr elle lui fournit des éléments nutritifs.

Ce sont ces composés azotés qui sont absorbés rapidement par les trichomes des cavités interfoliaires, comme cela a pu être prouvé par l'application de Ca radioactif (tracers). Bientôt ils sont transportés à travers tout le corps de la plante. Il y a lieu dépendant de noter que contrairement à d'autres associations plantes/fourmis, le type

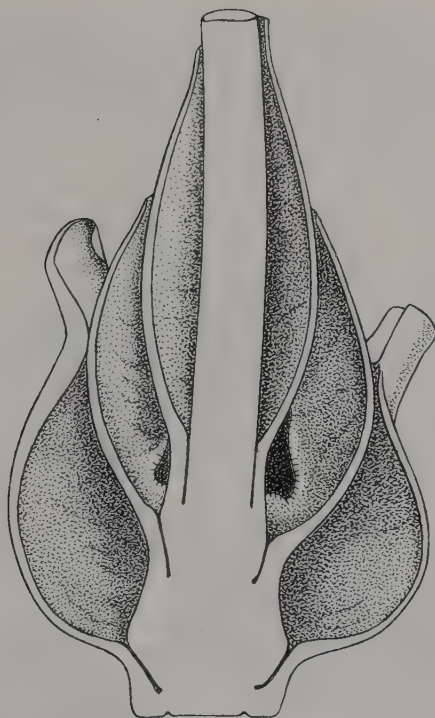


Fig. 14 — *Tillandsia bulbosa*. Section longitudinale de la base de la plante pour montrer les bases gonflées des feuilles, avec les coins inférieurs libres (d'après C. Huxley, 1980).

d'association présenté par les Broméliacées n'est pas spécifique et n'est pas obligatoire.

Les trichomes des Broméliacées sont des structures complexes, multicellulaires, composées d'un bouclier de cellules vides et d'une tige de plusieurs cellules vivantes localisées dans une concavité à l'intérieur de l'épiderme foliaire (Benzing et al., 1976).

4. AUTRES MONOCOTYLEDONES.

Certaines plantes néotropicales citées par Wheeler (1942) présentent des pseudomaties, c'est-à-dire des structures non adaptées, mais suffisantes pour loger éventuellement les fourmis (tiges, entre-nœuds), soit qu'elles deviennent creuses par disparition naturelle de la moelle, soit qu'elles soient nettoyées par les fourmis. Le même auteur cite 32 espèces de fourmis habitant les bambous en Amérique Tropicale. Des Coccides peuvent vivre avec *Pheidole*, dans les entre-nœuds des bambous. *Uniola paniculata* L. une Graminée, et *Cladium jamaicense* Grantz, une Cypéracée, peuvent abriter une dizaine de fourmis différentes aux Bahamas. Les fourmis dont *Pseudomyrmex flavidula* F. Smith et *P. elongata* Mayr sont communes dans l'intérieur des tiges de Graminées américaines.

L'inflorescence de *Costus* sp. (Costacées), une plante voisine des Zingibéracées, peut abriter *Crematogaster limata* F. mais il ne s'agit même pas d'un cas de pseudomatie. La fleur ressemble à celle de l'*Iris*.

5. PIPERACEES

Cette importante famille de 2 genres et de 2000 espèces est presque uniquement composée du genre *Piper* dont les espèces sont surtout des arbrisseaux grimpants. Quelques espèces en Asie et en Amérique tropicales ont certains caractères de myrmécophytes.

Piper Linne.

Trois espèces du genre *Piper* en Amérique, au moins, *P. cenocladium* C. de Candolle, *P. fimbriatum* C. de Candolle et *P. sagittifolium* C. de Candolle, de la forêt humide du Costa-Rica, sont associés aux fourmis du genre *Pheidole* dans ce qui semble être une relation mutualiste de coévolution (Risch & al., 1977 ; Risch & Rickson, 1981 ; Risch, 1982). Les fourmis, *Pheidole bicornis*, vivent dans les cavités pétioles (bords récurvés du pétiole) et les tiges creusées peut-être activement par les fourmis, bien que ce dernier fait mérite d'être vérifié. La plante produit des corps nourriciers riches en lipides à l'intérieur des cavités pétioles qui nourrissent les fourmis et leurs larves. Ces fourmis enlèvent les lianes parasites et, semble-t-il, aident la plante grâce aux matières azotées produites par les excréments et les débris divers absorbés à l'intérieur de la tige. Peut-être aussi par production du CO₂ dans la tige (Billing & Godfrey, 1967). Les expérimentations de Risch (1982) ont prouvé que les *Pheidole*, même si elles étaient peu agressives, restaient efficaces en enlevant les œufs des Phytophages notamment des *Diabrotica* et en patrouillant spécialement sur les feuilles jeunes les plus vulnérables.

Quelques fois les *Crematogaster* peuvent occuper certains pétioles mais les *Pheidole* dominent toujours. Notons aussi que de nombreux *Piper* sans fourmis tels *Piper nigrum* Linne, *P. methysticum* Forster, *P. auritum* A.B.K. produisent des composés toxiques ou des répulsifs résineux. Enfin, des *Piper* voisins tels *P. obliquum* Ruiz et Pavon, *P. imperiale* C. de Candolle ont aussi des pétioles élargis mais sont dépourvus de fourmis. La fonction originelle de ces pétioles élargis semble avoir été une fonction de protection des nouvelles feuilles et des fleurs.

6. URTICACEES

La première mention de fourmis chez les *Cecropia* date de Marcgravius en 1648. Le genre *Cecropia* a été ballotté entre les Moracées (40 genres et 500 espèces) et les Urticacées (45 genres et 550 espèces). Généralement les Urticacées sont des plantes herbacées ou des arbustes sans latex alors que les Moracées sont pour la plupart des arbres ou des arbustes. Les *Cecropia* sont réellement intermédiaires entre les deux familles.

Cecropia Loefling

Les *Cecropia* comprennent 100 espèces néotropicales et sont de véritables arbres de la forêt secondaire. Aucune espèce ne semble produire du latex. Quelques espèces telles *C. adenopus* Miquel, le bois-trompette, sont myrmécophiles et les entrenœuds sont creux et habités par les *Azteca* qui défendent féroceement l'arbre contre les envahisseurs et notamment les *Atta*. A la base du pétiole de chaque nœud, se rencontre le coussin poilu appelé trichilium dans lequel les corps de Müller jaunâtres sont enfoncés et qui servent de nourriture aux fourmis. Ils sont remplacés au fur et à mesure de leur enlèvement par les fourmis.

L'arbre appelé localement par les indiens Imbauba ou arbre à fourmis est remarquable par son tronc mince s'élevant à 12-15 m du sol comme un candélabre et muni d'une couronne de grandes feuilles palmées blanc argenté en dessous. Plusieurs *Azteca* vivent à l'intérieur des entrenœuds dont *A. mülleri* Emery qui perfore les

septa et fait communiquer les entrenœuds dans le tronc et les branches. Les petites branches en pleine croissance ne sont pas habitées. La reine fécondée pénètre dans la cavité quand l'arbre est encore jeune grâce à une petite dépression à la fin d'un sillon au sommet d'un entrenœud là où la paroi manque de faisceaux fibrovasculaires et est facile à percer. L'endroit est appelé un « prostoma » et la perforation le « stoma ».

Il faut dire que les *Cecropia* ont été très souvent mentionnés dans la littérature entomologique et botanique depuis Marcgravius en 1648 dans son *Histoire Naturelle* du Brésil publié à Amsterdam puis par Piso (1658) et Ray (1688) au 17^{ème} siècle. Par la suite la plante a été étudiée par Belt (1874), Müller (1876-1883) et Schimper (1888).



Fig. 15 — *Cecropia adenopus* (d'après Gadeceau, 1907).

Ensuite, de nombreux auteurs les ont mentionnés (Schumann, 1889 ; Ule, 1897-1906 ; Warming, 1894 ; Rettig, 1904 ; von Ihering, 1907 ; Fiebrig, 1909 ; Wheeler, 1908-1942 ; Bailey, 1922 ; Wheeler et Bequaert, 1929 ; Bequaert, 1922) et tant d'autres.

D'après von Ihering (1907), la reine se nourrit du tissu qui bientôt prolifère (stomatome) et clot l'ouverture de l'intérieur. Les premières ouvrières, issues de la reine, réouvrirent ensuite le stoma. Les fourmis fabriquent ensuite un simple nid de carton dans la cavité. Une seule colonie se rencontre à l'intérieur avec une seule reine. Le trou élargi à l'intérieur du tronc pour contenir le nid n'en est rien une galle comme le croyait von Ihering (1907) mais est littéralement creusé par les fourmis elles-mêmes pour élargir l'intérieur.

Plusieurs espèces de *Cecropia* (*C. peltata* L., *C. lyratiloba* Miquel, *C. sciadophyla* Martius) et 12 autres espèces sont aussi occupées par différentes espèces d'*Azteca* (Wheeler & Bequaert 1929) qui souvent entretiennent des Coccides à l'intérieur de l'arbre (*Lachnodiella cecropiae*). Tous ces arbres produisent des trichilia. Notons aussi que 13 autres espèces de *Cecropia* possèdent également des trichilia et sont peut-être plus ou moins myrmécophiles. Tous au moins semblent potentiellement capables d'héberger des fourmis.

62 espèces de fourmis sont citées des trois Urticacées à fourmis (*Cecropia*, *Pourouma* et *Coussapoa*) par Wheeler (1942) dont 44 *Azteca* de loin le genre le plus répandu et 7 *Camponotus*. Seules quelques *Azteca* sont des hôtes obligatoires des *Cecropia*, tout spécialement 6 espèces dont *A. alfari* Emery.

Parmi les animaux tolérés par les fourmis, on peut mentionner des singes, des chauves-souris, le paresseux *Bradypus tridactylus* L., des oiseaux, une demi douzaine de chenilles dont un *Heliothis* qui vit comme un synoecete à l'intérieur de la tige, divers Hyménoptères et Diptères, divers Coléoptères dont des Curculionides et au moins deux Chrysomélides, un Hispine et un Galéruque, des Orthoptères, Thysanoptères, Hétéroptères, Homoptères, Acariens. Les Homoptères élevés par les fourmis sont nombreux.

En gros, une question subsiste : Est-ce que la protection fournie par des *Azteca* aux *Cecropia* est suffisante et compense la perte en énergie subie par la plante pour la production des corps nourriciers et des perlules ? Ule et d'autres auteurs en doutent. En réalité, s'il peut être prouvé que les *Azteca* protègent réellement la plante contre les *Atta* et qu'aucun *Cecropia* n'est certainement attaqué par les fourmis coupe feuilles, le bilan semble positif. Néanmoins plus de recherches sur ce sujet devraient être entreprises.

Pour Janzen (1969), les *Azteca* qui vivent sur les *Cecropia* néotropicaux tuent les lianes qui grimpent sur le tronc en les mâchant. Ceci peut correspondre à un des avantages de la présence des fourmis. Janzen souligne l'analogie de cette protection avec ce qui se passe pour les *Acacia*. Les fourmis sont donc en quelque sorte des agents « allopathiques » et sont fonctionnellement analogues aux produits chimiques libérés par certaines plantes dans leurs interactions avec les autres plantes. Les fourmis « produites » par la plante à un coût métabolique faible seraient donc ainsi un agent alléopathique plus efficace qu'un produit chimique à cause de leur adaptabilité et plus difficiles à tourner par les herbivores que la détoxification.

Rappelons qu'une espèce de *Cecropia*, sans trichilium, sans cavités et sans *Azteca*, possède une tige recouverte de cire glissante qui empêcherait les *Atta* de grimper.

La perte progressive des caractères myrmécophiles (par la perte des trichilia) de *Cecropia peltata* aux Antilles est un fait bien connu et cela est probablement dû à l'absence d'*Atta* là bas hormis quelques petites exceptions. Les arbres ne sont donc plus soumis à la pression de la sélection et auraient ainsi perdu leurs caractères de myrmécophytes.

Pour Janzen (1973) *Musanga cecropiodes*, une espèce tropicale africaine d'Urticacées, est un *Cecropia* sans fourmis, les *Azteca* manquant en Afrique. Pour Janzen également (1973), *Cecropia peltata* survivrait bien sans ses fourmis dans les

Iles Caraïbes où les attaques des herbivores sont réduites en position insulaire et la compétition est moindre entre les arbres et les lianes. En altitude, sur le continent quelques *Cecropia* ont aussi perdu l'association avec les fourmis.

Parmi les autres genres d'Urticacées voisins, le genre *Pourouma* et le genre *Coussapoa* avec chacun une cinquantaine d'espèces semblent parfois aussi abriter des fourmis et même posséder parfois (*P. guianensis* Aublet) des trichilia à la base du pétiole, produisant ainsi des corps mülleriens (Rettig, 1904). Forel (1904) mentionne *Azteca duroiae* Forel chez *Pourouma* au Brésil.

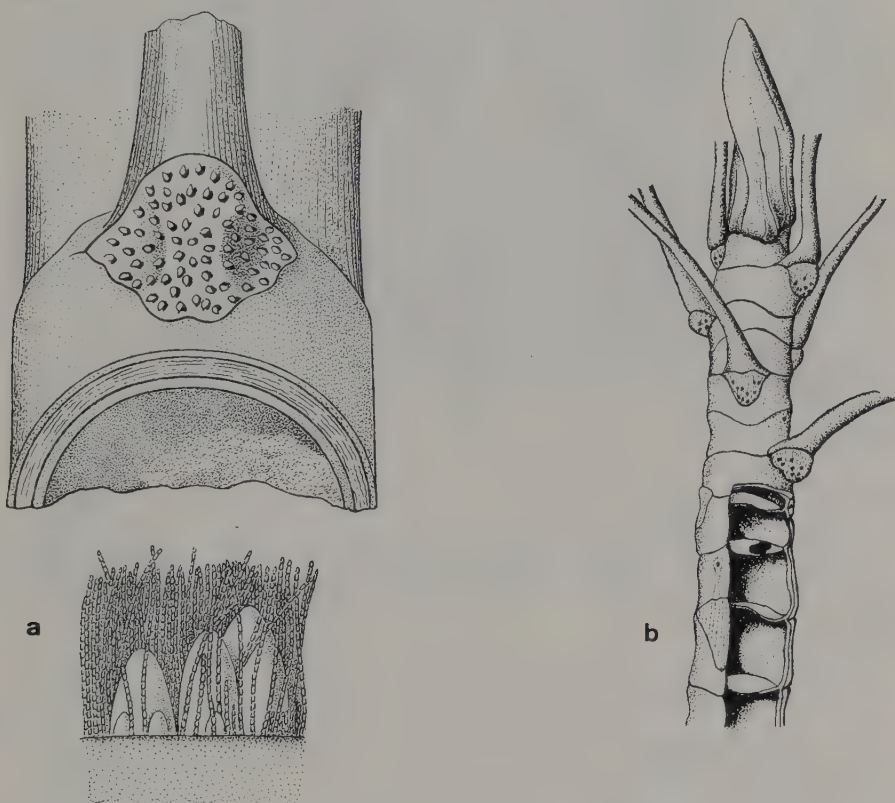


Fig. 16 — A : *Cecropia adenopus* avec corpuscules mülleriens. En haut base du pétiole avec coussinet et corpuscules de Müller. En bas, coupe transversale d'une partie du revêtement velouté à la base du pétiole avec corpuscules de Müller à divers degrés de développement (d'après Gadeceau, 1907).

B : *Cecropia adenopus*, plante sud-américaine habitée par les fourmis. Les corpuscules de Müller sont situés sous les pétioles (d'après Dumpert, 1978).

7. POLYGONACEES

Il s'agit d'une importante famille répandue partout dans le monde qui comprend 800 espèces réparties en 40 genres. La plupart sont des plantes herbacées, mais quelques arbres et arbustes sudaméricains sont myrmécophiles. Ce sont :

Triplaris Meyer

Ce genre comprend 25 espèces toutes myrmécophiles qui poussent le long des rivières ou dans les marécages. Ces plantes dioïques ont toutes des entre-nœuds creux et habités par les fourmis. Les fruits avec leurs trois feuilles croissant en longues ailes aident probablement à la dissémination par le vent. Un peu comme pour le disamare de l'érable.

L'entrée des cavités semble préformée. Elle est située près de l'extrémité des entrenœuds des branches et des rameaux.

Les fourmis appartiennent surtout au genre *Pseudomyrmex* et sont très agressives au moindre attouchement de l'arbre. Chez une espèce, *T. macombii* D. Smith, Wheeler (1913) a trouvé des *Crematogaster*, *Pheidole*, *Tapinoma* et *Iridomyrmex*. Egalement, il a trouvé dans cet arbre des *Azteca* et *Pseudomyrmex sericea* Mayr. Les fourmis élèvent des Coccides mais probablement pour en dévorer une partie.

Dans les cavités de *Triplaris americana* Linné, espèce néotropicale cultivée à Java, on a trouvé des *Dolichoderus bituberculatus* Mayr, fourmi du sud est Asiatique (Morteo, 1904).

Ces fourmis semblent non seulement en Amérique dévorer les Coccides mais aussi manger la moelle sucrée des jeunes entrenœuds. Ce fait aussi mérite de plus amples observations. Les Coccides, écrit Bailey (1923) sont utilisées « for beef rather than solely as immature milk cows ».

D'un *Triplaris americana* L., Wheeler (1942) cite 16 espèces de fourmis dont 4 *Pseudomyrmex*, 2 *Azteca* et 4 visiteurs accidentels. Sur cet arbre, Wheeler a trouvé 5 espèces de chenilles, un Trypétide, divers Hyménoptères, quelques rares Coléoptères, des Hétéroptères etc... En gros, il n'y a que peu d'ennemis phytophages connus.

Ruprechtia Meyer

Il y a 17 espèces connues en Amérique tropicale de ce genre de Polygonacées. L'une d'entre elles, *R. jamesoni* Meisner du Brésil a les branches et les tiges creuses habitées par les fourmis.

Symmeria Benth

Une ou deux espèces sont connues. *S. paniculata* Benth serait un myrméphyte (Spruce, 1908).

Coccoloba Jacquin

Il y a 150 espèces connues de *Coccoloba* dont *C. uvifera* Linné aux fruits comestibles (sea-grape). Cette espèce commune à Porto Rico présente des fourmis nichant dans les entrenœuds (*Camponotus sexguttatus* F.) Il s'agit d'une espèce non obligatoire. Une autre espèce au moins est aussi habitée par les fourmis : *C. parimensis* Benth.

8. LAURACEES

Famille subtropicale et tropicale de 2500 espèces et 32 genres. Deux genres américains présentent des domaties. Ce sont :

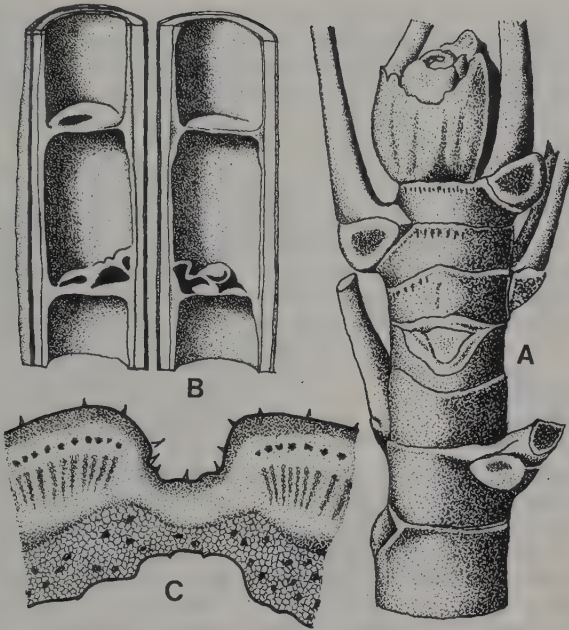


Fig. 17 — *Cecropia adenopus*.

A : Sommet d'une jeune tige. Sur un entre-nœud l'entrée n'est pas encore perforée. Elle l'est sur un autre.

B : Jeune tige en coupe longitudinale. Cavité centrale avec cloisons perforées par les fourmis (ou naturellement) et constructions faites par elles.

C : Portion d'une section transversale de la paroi d'un entre-nœud montrant le diaphragme (d'après Gadeceau, 1907).

Pleurothyrium Nees.

Il semble qu'il n'y ait qu'une espèce connue au Pérou. Celle-ci a des branches gonflées, fistuleuses et remplies de fourmis. (*P. cuneifolium* Nees)

Ocotea Aublet.

Genre voisin du précédent avec 400 espèces américaines surtout et quelques espèces d'Afrique méridionale. Quelques unes ont des poches ou bulles situées aux axes des nervures latérales des feuilles et s'enflant au dessus. Au moins trois espèces d'Amérique et une du Cap sont ce cas. Les habitants de ces poches sont mal connus mais il s'agit très probablement de fourmis, la présence d'Acariens étant peu vraisemblable dans de si grands organes.

9. CHRYSOBALANACEES

Hirtella Linne.

Genre à distribution afro-américaine. Une seule espèce, arbrisseau de la forêt primaire, semble à ce jour être myrmécophile : *Hirtella physophora* Martius. Les

feuilles cordées ont à la base du limbe une paire de sacs globuleux habités par les fourmis (Spruce, 1908) et séparés par une cloison médiane. Ces sacs sont formés par un repli du limbe vers la face abaxiale de la feuille (Bitailon, 1982). Des galeries sont construites par les *Allomerus* sur les rameaux à proximité des poches formicaires.

10. LEGUMINEUSES

Les plantes myrmécophiles de cette famille appartiennent aux Mimosées et aux Caesalpinacées. Les dernières évaluations concernant la grande famille des Légumineuses estiment les genres à 600 et les espèces à 12.000 environ. Les Mimosées et les Caesalpinacées sont surtout tropicales et les Papilionacées tropicales et tempérées.

Acacia Miller

Les *Acacia* qui comprennent le plus grand nombre de myrmécophiles ont de 750 à 800 espèces, principalement australiennes mais curieusement en Australie, sans doute par manque de pression évolutive par manque de grands mammifères brouteurs, il n'y a pas de vraies myrmécophytes mais seulement des pseudonectaires. Les *Acacia* australiens sont la proie modérée de divers Chrysomélides.

C'est Francisco Hernandez qui en 1651 mentionne l'*Arbor cornigera* des Aztèques ou un *Acacia* à fourmis, croyant comme Rumphius à la génération spontanée et que les épines engendraient les fourmis. Dans beaucoup d'espèces américaines et est-africaines les stipules des *Acacia* sont représentés par de larges épines, souvent gonflées à la base. Chez certaines espèces, comme *A. sphaerocephala*, en Amérique centrale les épines sont habitées par des colonies de fourmis, qui soit creusent le tissu interne tendre et pénètrent par une ouverture au sommet, soit pénètrent dans des épines naturellement vidées. Les *Acacia* sont de vraies myrmécophytes car les fourmis vivent sur et dans l'arbre et sont nourries par lui au moins en Amérique. Des pseudonectaires sucrés élargis se rencontrent sur le pétiole et des corps nourriciers jaunes, en forme de saucisse, sur le sommet des folioles. Nous avons vu précédemment la nature de ces corps nourriciers qui consistent en cellules parenchymateuses riches en protéines et en huiles. Les fourmis défendent leur arbre au moindre attouchement.

Les *Acacia* corne de taureau sont localisés en Amérique en des régions sèches ou semi-désertiques (Mexique, Amérique centrale, Colombie, Cuba, Paraguay). Ils comprennent de 20 à 28 espèces selon les classifications et les synonymies. Une espèce très différente, *A. cavenia*, est connue du Paraguay, mais présente les mêmes phénomènes.

De nombreuses espèces de fourmis habitent les *Acacia* américains mais seuls les *Pseudomyrmex* sont, d'après Wheeler (1913) des hôtes obligatoires. D'après Janzen (1967), *P. ferruginea* est une fourmi totalement inféodée à 5 espèces d'*Acacia* mexicains.

Acacia cavenia Hooker et Arnott du Nord Paraguay, dans la région désertique du Chaco, est habité par *Pseudomyrmex fiebrigi* Forel. Comme dans les autres espèces plus au nord les épines sont habitées et l'ouverture est près de la pointe. Il n'y aurait pas de corps beltiens. Comme le souligne Wilson (1971) c'est à Janzen (1966-1969) qu'est revenu le mérite dans sa remarquable étude effectuée au Mexique de prouver directement que les fourmis fournissent une protection vitale aux *Acacia* corne de taureau. Janzen a, en effet, prouvé qu'*Acacia cornigera* sans fourmis était beaucoup plus attaqué par les phytophages que leurs voisins abritant des colonies de fourmis. Ces *Acacia* sans fourmis sont aussi rapidement envahis de plantes voisines et de lianes que les fourmis quand elles sont présentes s'emploient à détruire méticuleusement.



Fig. 18 — *Acacia sphaerocephala*.

A : Fin d'une branche montrant des paires d'épines creuses qui sont habitées par les fourmis *Pseudomyrma* ; x : ouvertures des nids ;
 B : feuille de la même plante ; y, nectaire sur la surface supérieure du pétiole ;
 C : extrémité d'un foliole agrandi montrant le corps de Belt (d'après Wheeler, 1925).

Janzen a enlevé d'un *Acacia* les *Pseudomyrmex ferruginea* par les insecticides ou en coupant les épines ou en enlevant les branches et a pu ainsi prouver que les arbres autrefois protégés devenaient très vulnérables aux herbivores. Les Hémiptères, Coléoptères, chenilles aussitôt attaquaient l'arbre défauné et les plantes l'envahissaient progressivement. Les patrouilles de *Pseudomyrmex* sont présentes jour et nuit sur l'arbre qu'elles défendent. L'expérience de Janzen dura une année et le résultat fut spectaculaire : seules les plantes protégées par les fourmis furent capables de survivre et de produire des graines. Ainsi la thèse finaliste de Belt fut pleinement confirmée. Après tout, la finalité de la myrmécophilie peut s'expliquer dans le contexte de la coévolution d'une plante et de son partenaire, les meilleures adaptations de la plante profitant à la fois à celle-ci et aux fourmis qui l'habitent. Pour les auteurs américains, le darwinisme suffit pour tout expliquer, bien qu'on ne voie pas toujours très bien dans le cas d'une coévolution comment les choses se passent exactement. L'adaptation des *Acacia* américains est beaucoup plus complète que chez les espèces africaines ceux-ci fournissant sucres et protéines en plus du logement. Nous reviendrons dans les derniers chapitres sur les diverses théories de la myrmécophilie dont certaines sont à présent totalement rejetées telle celle mettant en cause la cécidogénèse. Hâtons nous de dire cependant que généralement la

coévolution n'est pas aussi parfaite et que dans beaucoup d'autres adaptations le mutualisme n'est pas aussi évident.

Janzen (1967) écrit textuellement « *Pseudomyrmex ferruginea* est dépendant d'un *Acacia* à épines gonflées pour survivre et *Acacia cornigera* est dépendant d'une fourmi spécialisée pour son développement normal. L'interréaction entre les deux peut donc être appelée un mutualisme obligatoire. » Ailleurs le même auteur (Janzen, 1966) souligne que les Pseudomyrmecinae sont exceptionnellement bien pré-adaptées à l'évolution d'une association plante x fourmi car au moins cinq Pseudomyrmecinae sont ainsi spécialisées, l'une avec les *Acacia*, une avec *Triplaris*, une avec *Tachigalia*, une avec *Barteria* (*Pachysima*), et une avec *Vitex* (*Viticola tessmanni* Stits).

Janzen (1973) a pu montrer que les colonies de *Pseudomyrmex* pouvaient être monogynes ou polygynes selon les espèces lors de leur association avec les Légumineuses. Les colonies polygynes peuvent être énormes et paraissent être dérivées d'espèces monogynes et ainsi constituer ce qui paraît être un avantage sélectif.

Un autre problème soulevé par Janzen (1969) est la cohabitation des oiseaux qui nichent dans les *Acacia* et dévorent éventuellement les fourmis et leur couvain. Il n'y a aucune évidence d'un quelconque mutualisme entre fourmis et oiseaux et le problème sera discuté dans un autre chapitre. Les fourmis semblent s'adapter à l'odeur des oiseaux ou plutôt ces derniers paraissent s'imprégner de l'odeur des fourmis.

Les fourmis peuvent être utiles aux *Acacia* après un feu de forêt par exemple (Janzen, 1966). Une chose est évidente (Rehr et al. 1973) cependant, c'est que les fourmis défendent parfaitement les *Acacia* car ceux qui ne sont pas protégés par ces Hyménoptères par manque de stipules gonflés ou de corps beltiens sont cyanogéniques et donc toxiques pour la plupart des herbivores. Les *Acacia* myrmécophiles ne contiennent pas de cyanure. On sait que certaines plantes voisines des *Acacia* et importées dans les régions sèches, tels les *Prosopis*, ont du leur succès à la toxicité de leur feuillage dont même les chèvres ne veulent pas.

Belt (1874) fut le premier à décrire l'association et aussi à prétendre que la fourmi détruit elle-même le tissu tendre et sucré à l'intérieur des épines avant de s'y établir. C'est possible, même vraisemblable, mais les *Acacia* non habités tels les espèces est-africaines plantées à Dakar au jardin botanique de l'IFAN ont des épines qui se sont vidées naturellement sans intervention de fourmis.

Wheeler (1942) cite 53 espèces de fourmis dans les épines ou sur le feuillage de ces *Acacia* américains. Parmi celles-ci, 28 espèces de *Pseudomyrmex* sont mentionnées.

Wheeler (1942) cite sur certains *Acacia* de l'Amérique centrale une sorte de parabiose entre *Pseudomyrmex belti* et *P. gracilis* d'une part et *Camponotus planatus* d'autre part. Cependant les deux fourmis ne partagent pas le même nid, mais différentes épines du même arbre. Le terme de parabiose n'est donc pas absolument exact mais faute d'un terme plus précis il faut bien le garder.

Malgré l'agressivité des *Pseudomyrmex*, quelques animaux sont tolérés. Outre les oiseaux déjà remarqués par Belt qui nichent dans les *Acacia*, il y a différentes chenilles, des larves de Diptères, quelques Coléoptères de différentes familles, mais pas de Chrysomélides. Il y en a peu en pas en Afrique et en Amérique sur *Acacia*. Ils ne sont abondants qu'en Australie (Paropsini). Des Coccides sont abondantes. Ces plantes ont donc de nombreux ennemis naturels tolérés par les fourmis, mais comme le remarque Janzen, le bilan semble tout de même positif pour la plante. Aucune plante la mieux protégée qui n'ait pas un certain nombre d'ennemis. Les fourmis défendent leur territoire et mettent même en fuite les abeilles européennes si elles entrent en compétition pour les nectaires. Lorsque l'abeille africaine sera parvenue au Mexique, il sera curieux de voir qui sera vainqueur la fourmi ou l'abeille, car la race hybride est beaucoup plus agressive que la méditerranéenne.

Concernant *Acacia cavenia* Hooker et Arnott au Paraguay, Wheeler (1942)

mentionne 13 fourmis capturées sur l'arbre dont 3 *Pseudomyrmex* qui semble bien être la fourmi associée obligatoire.

Sclerolobium Vogel

30 espèces de ce genre sont connues en Amérique tropicale. Une d'entre elles est dite myrmécophile, *S. odoratissimum* Spruce. Les feuilles présentent un grand sac, en fourreau, sur la face supérieure s'étendant du pétiole à la base de la seconde paire de folioles.

Tachigalia Aublet

Ce genre néotropical appartient aux Caesalpinacées et comprend 25 espèces. Toutes ont des pétioles dilatés à la base en un sac fusiforme habité par des fourmis. *Pseudomyrmex picta* Stitz et *Azteca brevicornis* (Mayr) furent capturés chez *Tachigalia* par Ule (Stitz, 1913) au Brésil. L'entrée des fourmis se fait par un petit trou à la face inférieure du sac pétiolaire. Wheeler (1942) cite 29 espèces de fourmis prises sur ou dans *Tachigalia* dont 12 *Pseudomyrmex* et 3 *Azteca*.

T. caripes Spruce, *T. ptychophysca* Spruce, *T. formicarum* Harms du Brésil et du Pérou ont toutes des pétioles dilatés et habités.

Platymiscium Vogel

Le genre contient 30 espèces du Mexique à l'Amérique du Sud. L'arbre produit un bois apprécié, mais la tige est creuse et habitée par les fourmis, parfois même dilatée aux nœuds (Spruce, 1908).

11. EUPHORBIACEES

Seulement un genre *Mabea* Aublet est connu de l'Amérique tropicale. Il contient une cinquantaine d'espèces du continent et de Trinidad, dont certaines possèdent des branches longues, creuses occupées par des fourmis (Spruce, 1908).

Un autre genre *Sapium* semble aussi être habité par les fourmis.

12. MELASTOMATACEES

Cette énorme famille tropicale (240 genres, 3000 espèces) a une nervation foliaire très particulière et comprend de nombreux myrmécophiles.

Les genres suivants, parmi beaucoup d'autres, sont sûrement myrmécophiles dans la région néotropicale :

Tococa Aublet

Il y a 50 espèces connues et presque toutes ont des poches à fourmis sur les feuilles. Soit les deux feuilles ou seulement une feuille de chaque paire ont un sac creux ou une paire de sacs à la base de la feuille ou sur la partie supérieure du pétiole. Ces poches sont habitées par les fourmis (*Azteca*) qui pénètrent par deux ouvertures au bas de la feuille en dessous entre les deux nervures intermédiaires. Ces poches sont

indépendantes des fourmis car elles poussent aussi bien en serre en l'absence de celles-ci.

Tococa guianensis Aublet et *Maieta guianensis* Aublet ont été tout particulièrement étudiés par Schnell (1966-1970) et récemment par Bitaillon (1982).

Chez *T. guianensis*, les poches myrmécodomes sont situées à la partie supérieure du pétiole, chacune avec une ouverture en dessous de la base du limbe. Les deux feuilles de chaque nœud sont égales. D'après Schnell (1966) la localisation pétiolaire n'est qu'une apparence et l'ouverture des cavités à l'aiselle d'une nervure latérale semble liée à des acarodomaties hypertrophiées. L'ontogénie semble confirmer cette origine et les recherches très précises de Schnell ont été exécutées sur plantes de serre. En tout cas, les poches sont localisées sur les plus grands limbes ce qui peut être dû à l'importance de la croissance en surface.

Schnell (1970) rappelle que sur les semis de *T. guianensis* les premières feuilles ne possèdent pas de domaties. Aux nœuds suivants seule une feuille de chaque paire se présente comme chez *Maieta*. Enfin plus haut, les deux feuilles de chaque nœud sont myrmécodomes. Sur une plante décapitée, la pousse de régénération présente la même anisophyllie au début. Chez certains *Tococa* certaines poches sont équipées de poils-crochets utilisés par les fourmis pour suspendre leurs larves.

Maieta Aublet

Le genre comprend 10 espèces toutes néotropicales. Les espèces sont essentiellement hétérophylles et quelques unes ont des excroissances en poche de 2 cm environ sur des feuilles analogues aux précédentes, telles *Maieta guianensis* Aublet. *M. tococoides* (De Candolle) possède un grand sac bifide à la base du pétiole.

Chez *M. guianensis*, il n'y a qu'une seule feuille à chaque nœud qui soit munie d'une poche, l'autre feuille est plus petite. Les feuilles à myrmécodomaties alternent donc sur un même rameau, à droite ou à gauche. Les domaties saillantes au dessus du limbe s'ouvrent à la face ventrale à l'aiselle des nervures.

Des conclusions de Bitaillon (1982) sur ses observations en Guyane il ressort que les fourmis de *Tococa guianensis* sont envahissantes, agressives, et sortent au moindre contact avec la plante (*Azteca*, sp.). *Crematogaster* est aussi représenté dans les échantillons. Au bas du rameau les domaties contiennent le couvain, plus haut les ouvrières.

Chez *Maieta guianensis* Bitaillon a trouvé *Pheidole* et *Crematogaster*. Il y a division des loges, certaines abritant les fourmis et le couvain, d'autres les déchets, la terre et les excréta. Cette division des chambres est la même dans toutes les plantes myrmécophiles et souvent les excréta et les substances en décomposition sont exploitées par la plante.

Ces fourmis semblent peu agressives d'après Bitaillon mais Belt (1874) les mentionne très agressives au Brésil. Il peut s'agir de fourmis différentes. Belt note aussi les Coccides et le couvain dans certaines poches. En général, des Coccides sans doute apportées par les fourmis elles-mêmes fournissent les sucres. Des larves de Diptères se rencontrent aussi à l'intérieur des domaties foliaires. La structure foliaire peut être aménagée par un colmatage de terre à l'intérieur au niveau des orifices.

Les conclusions de Bitaillon (1982) sont très claires : 1) la structure n'est en rien due à une galle causée par les fourmis, mais il s'agit d'une préadaptation, 2) l'origine de cette formation est due au développement spécialisé de la feuille au niveau de l'insertion du limbe sur le pétiole.

D'autres myrmécophytes américains appartiennent à la même famille et présentent des formations foliaires, pétiolaires ou caulinaires analogues. Ce sont les genres *Microphysca* Naudin (2 espèces), *Myrmidone* Martius (4 espèces hétérophylles), *Clidemia* D.D.Don. (145 espèces). Une cinquantaine d'espèces au moins doivent être myrmécophylles au Vénézuéla et au Brésil.

Ule (1905) signale une autre myrmécophyte : *Miconia bailloniana* Macbride à renflements caulinaires. Le fait doit se retrouver parmi d'autres espèces parmi les 700 espèces du genre.

Des trichomes glanduleux chez certaines espèces pourraient peut être constituer un attractif supplémentaire pour les fourmis.

13. EHRETIACEES

Cordia Linne

La famille voisine de celle des Boraginacées comprend 13 genres et 400 espèces, toutes tropicales. Le genre *Cordia* comprend 200 espèces parmi lesquelles quelques



Fig. 19 — Nid d'*Azteca longiceps* dans un ancien gonflement de *Cordia alliodora*, R. & P. à Panama (d'après Wheeler, 1942).

formes sudaméricaines sont de vraies myrmécophytes. D'après Wheeler (1942), les *Cordia* myrmécophiles proviennent de deux sections les *Physoclada* et les *Gerascanthus* tous néotropicaux. Au premier groupe appartiennent les *Cordia nodosa* Lamarck et au moins quatre autres espèces et au second *C. alliodora* Ruiz et Pavon avec 9 espèces myrmécophiles connues. D'autres espèces citées par Beccari (1884) et Bequaert (1922) sont également myrmécophiles.

Chez *Cordia nodosa* la portion subnodale de la tige qui porte le verticille des feuilles est dilatée au dessus et contient une cavité courte, conique, qui, d'après Schimper, n'est pas homologue de la cavité médullaire d'autres plantes, car ses parois sont formées par la fusion d'un certain nombre de tiges. La chambre qui est garnie d'une petite ouverture latérale est occupée par les fourmis dont Wheeler (1942) nous donne une liste impressionnante d'espèces et de genres. Il semble que la plante perde sa qualité de myrmécophile aux Antilles comme d'autres genres de myrmécophytes. Chodat et Carisso (1920) considèrent les enflures caulinaires des espèces de *Cordia* comme de simples galles occupées ensuite par les fourmis et dont l'Hyménoptère Chalcidide *Eurytoma* perce l'ouverture. Ce sont en réalité des domaties et nous discuterons plus tard de cette théorie qui ne tient pas à l'observation. Beccari (1884) figure *Cordia gerascanthus* Jacquin du Mexique. Le même auteur mentionne aussi *Cordia nodosa* et d'autres espèces. Le nid de carton à l'intérieur est fait de matériel végétal emprunté à la plante (pollen, poils, amidon). La construction même de ce nid montre que la coévolution n'est pas complète et que la fourmi ne s'est pas encore adaptée complètement au logement fourni par la plante au point de se passer de construction.

La poche subnodale à fourmis est couverte à l'intérieur d'un épiderme spécialisé et de trichomes peut-être absorbants. L'ouverture latérale n'est pas perforée par les fourmis. Les théories sur l'origine de cette poche sont nombreuses et divergentes. Il semble qu'il y ait des différences entre les myrmécodomaties des deux sections du genre *Cordia* et que celles de *Gerascanthus* ressemblent plutôt à celles des espèces éthiopiennes du genre *Cuviera* et *Plectronia*.

Dans le groupe *Physoclada*, Wheeler cite 21 espèces de fourmis appartenant à 8 genres dont principalement les *Azteca* parfois vicieuses et agressives. Dans le groupe *Gerascanthus*, le même auteur cite pour *C. alliodora*, 54 espèces de fourmis différentes appartenant à 15 genres dont 12 *Azteca*. A noter que les fourmis entretiennent des Coccides à l'intérieur de leur cavité. Sur ces 54 espèces de fourmis, 44 nidifiaient à l'intérieur des domaties. Les 10 autres étaient établies dans le tronc ou sur le sol. Il n'y a pas de dégâts d'*Atta* sur les feuilles de *Cordia*. La fourmi dominante de *Cordia alliodora* est *Azteca longiceps* qui occupe la plus grande partie de l'enflure et est assez peu agressive.

Sauf aux Antilles, ces arbres présentent presque invariablement un domatium à fourmis à chaque nœud et les enflures s'accroissent vers les bases des branches. Ces vraies domaties n'ont rien à voir avec les galles qui elles également peuvent être aussi occupées par des *Azteca*. Wheeler (1942) est formel les domaties sont préformées chez les jeunes plantes et sont spontanées. La partie basse de la cavité est remplie de débris et d'excreta produits par les fourmis.

Par contre les fourmis des cavités sont généralement peu agressives mais le fait ne signifie pas grand chose et mérite d'être réétudié.

De nombreuses chenilles, un Tenthredinide, quelques Coléoptères dont un Chrysomélide et deux Curculionides mangent les feuilles de *C. alliodora*. De nombreux Hémiptères et Homoptères, Acariens vivent à l'extérieur ou à l'intérieur de la plante. Certains Coccides sont entretenus par les fourmis. De là, à se poser la question : les fourmis sont-elles indifférentes ou indispensables à la plante ? Dans le cas de *Cordia*, la réponse n'est pas claire.

14. GENTIANACEES

A cette famille appartient un genre, le genre *Tachia* Aublet qui comprend 4 espèces en Guyane et au Brésil. Il s'agit de buissons ou de petits arbres. La tige et les branches allongées sont creuses et remplies de fourmis.

15. SOLANACEES

Markea L.C. Richard (= *Marckea* A. Richard)

Ce genre qui possède 18 espèces en Amérique tropicale est épiphyte. Une espèce au moins possède des structures capables d'abriter des fourmis. De plus amples recherches sont nécessaires.

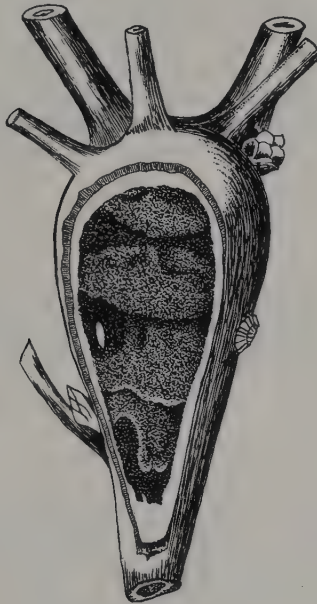


Fig. 20 — Habitacle formicaire de *Cordia gerascanthus* avec accès pour les fourmis et lenticelle ou bourgeon abortif (d'après Beccari, 1884).

16. RUBIACEES

Cette vaste famille (500 genres et 6000 espèces) est composée de plantes herbacées, d'arbres et d'arbustes de l'Arctique aux zones tropicales. Quelques espèces sont myrmécophiles en Afrique et en Amérique. L'Asie présente les spécialisations les plus extraordinaires avec les formes épiphytes. D'après Bequaert (1922), 65 espèces de 11 genres présentent des myrmécodomaties, cette famille étant la plus importante à ce point de vue.

Duroia Linne

Ce genre myrmécophile contient 20 espèces. Certaines dont *D. petiolaris* T.D. Hooker et *D. hirsuta* K. Schumann ont des tiges enflées juste au dessous de l'inflorescence qui est blanche et en corymbe. Le bombement est creux et l'entrée est visible via deux fentes longitudinales. Les fourmis présentes appartiennent aux genres *Azteca* (*A. duroiae* Forel), *Mymelachista* et *Allomerus*.

Duroia saccifera Benthams et Hooker a deux poches contiguës à la base du limbe en dessous de chaque côté du pétiole qui les sépare. Ces poches sont souvent occupées par les fourmis. Le pétiole est très court et presque entièrement occupé par ces poches latérales.

L'entrée se trouve sur la surface supérieure de la feuille à l'extrémité protégée de la plaie par un petit clapet. Ces sacs mesurent de 10 à 14 mm de long sur 7 mm de large.

Les poches d'après Spruce (1908) semblent avoir été formées par les bases repliées du limbe sur le bord supérieur de la feuille. Dans cette interprétation, la surface externe de la domatie correspondrait au dessous du limbe et la surface interne à sa partie supérieure. Les fourmis à l'intérieur des domaties étaient *Solenopsis corticilis* Forel et *Brachymyrmex heeri* Forel. Les Attini semblent malgré les domaties habitées par les fourmis attaquer cependant les feuilles ainsi que les chenilles. Wheeler (1942) cite dans les poches foliaires *Azteca ulei* Forel et 9 autres fourmis dont 3 *Azteca*. Toutes ces fourmis sont petites vu l'exigüité des poches. La plupart de ces espèces habitent également les *Cordia nodosa* et les Mélastomatacées.

Duroia dioica semble posséder des entre-nœuds creux. Le fruit comestible est apprécié des fourmis.

Remijia De Candolle

Genre sud-américain avec 35 espèces connues. L'écorce de l'arbre est une source de quinine comme le *Cinchona*. Une espèce seulement semble être un myrmécophyte. *R. physophora* Benthams a deux poches à la base du limbe habitées par les fourmis. (Spruce, 1908).

Patima Aublet

Une espèce ou les deux espèces de ce genre guyanais sont myrmécophiles. Une seule espèce a été signalée. Il s'agit de *Patima formicaria* Johnston. Les tiges fistuleuses de cette plante sont habitées par les fourmis. Les tiges et les entre-nœuds sont creux. Quelques entre-nœuds sont gonflés. Il y a des ouvertures elliptiques juste en dessous des nœuds. Il semble que les fourmis soient responsables de l'ouverture des pores d'entrée et de la destruction des septa nodaux. 6 Fourmis ont été trouvées à l'intérieur des tiges dont une *Azteca*, *A. traili* Emery, et deux *Camponotus*.

Borreria G.F. W.Meyer

Borreria verticillata L. est habitée aussi par les fourmis en Guyane, mais seulement dans les tiges mortes. Il ne s'agit donc pas d'un cas de myrmécophilie pas plus que pour certaines plantes ligneuses de l'Hémisphère Nord, tels que le sureau, le frêne, le noyer, le mûrier (*Rubus*) ou ronce. Ces plantes sont parfois habitées par les fourmis quand elles sont sèches ou creusées par d'autres insectes. *Borreria* a à présent une distribution pantropicale.

CONCLUSION

En quelque sorte, la région néotropicale est la région par excellence des myrmécophytes. Schnell et al. (1966) se pose la question de savoir pourquoi sa flore est plus riche et diversifiée que celle de l'Afrique par exemple. La réponse tient sans doute à la plus grande ancienneté de l'Hylea amazonienne. Le phénomène n'est d'ailleurs pas seulement apparu en forêt mais aussi en région semi-désertique avec les *Acacia* mexicains, centre américains et paraguayens. Là aussi l'adaptation a été plus profonde qu'en Afrique car si les *Acacia* ont produit des domaties et des nectaires comme dans la région éthiopienne, ils ont produit aussi des corps beltiens. Nulle part en Afrique ne se trouve l'équivalent de ces adaptations perfectionnées et de la production, de corps beltiens, mülleriens et beccariens.

CHAPITRE 7

LES PLANTES AFRICAINES

Les principaux travaux sur la flore africaine myrmécophyte sont ceux de Bequaert (1922), Bailey (1922), Schnell & al. (1966) et Monod & al. (1968). Récemment, Janzen (1972) a ajouté des observations sur le terrain et repensé la philosophie de certaines associations. Il est évident également qu'on ne saurait oublier les travaux de Wildemann (1897-1932) qui a tout spécialement étudié la flore de ce qui était alors le Congo Belge. Curieusement la flore africaine semble moins évoluée que la flore américaine ou la flore asiatique et les associations généralement moins poussées et moins parfaites. Bien qu'il y eut quelques mentions de corps nourriciers sur les *Acacia* africains, le fait n'a jamais été reconfirmé, notamment par Hocking (1970-1975). Beaucoup de recherches sont encore à entreprendre dans ce domaine et l'avenir peut encore nous réserver beaucoup de surprises. On se référera aux excellents dessins de Schnell (1966) pour la description de beaucoup de ces plantes. D'autres ont été figurées par Bequaert (1922).

Alors qu'en Amérique les espèces myrmécophiles étaient mentionnées dès 1648 (*Cecropia*) et 1651 (*Acacia*) et en Asie dès 1750 (*Myrmecodia*), il fallait attendre la fin du XIX^e siècle pour entendre parler pour la première fois des espèces africaines. C'est K. Schumann qui en parle le premier, bientôt suivi de Wildeman (1897). Selon Schnell, la découverte des espèces africaines s'est faite de la façon suivante : D'abord *Macaranga*, puis *Scaphopetalum*, puis *Randia* (1904), *Uncaria* (1919) et enfin les *Clerodendrum* (1920). L'interprétation : symbiose, parasitisme, préadaptations, coévolution a varié au cours des années et sera discutée plus loin.

Voici la liste des familles représentées en Afrique d'après divers auteurs. La classification adoptée est celle de Swain (1963) et de Schnell (1966) :

1. LÉGUMINEUSES : Césalpinacées : *Schotia* ; MIMOSÉES : *Acacia*.
2. EUPHORBIACÉES : *Macaranga*, *Alchornea*.
3. PANDACÉES : *Microdesmis*.
4. STERCULIACÉES : *Cola*, *Scaphopetalum*.
5. FLACOURTIACÉES, *Buchnerodendron*, *Galoncoba*.
6. PASSIFLORACÉES : *Barteria*,
7. BIGNONIACÉES : *Stereospermum*, *Kigelia*, *Newbouldia*.
8. VERBÉNACÉES : *Vitex*, *Clerodendrum*.
9. SAPOTACÉES : *Delpydora*.
10. NAUCLÉACÉES : *Uncaria*, *Nauclea* (= *Sarcocephalus*).
11. RUBIACÉES : *Cuviera*, *Grumilea*, *Canthium*, *Gardenia*, *Rothmannia* (= *Randia* pars), *Vangueriopsis*, *Heinsia* (= *Epitaberna*), *Bertiera*.

Il n'y a pas de Ptéridophyte connu comme étant myrmécophile en Afrique, ni d'Orchidée ou autre Monocotylédone. Toutes les myrmécophytes africaines appartiennent aux Dicotylédones.

Selon Bequaert (1922), une plante myrmécophile peut être définie comme une

plante qui est habitée durant sa vie, continuellement par certaines espèces de fourmis. Il est évident qu'en Afrique seules des plantes de cette catégorie (myrmécodomatiques) sont connues. Aucune ne fournit de la nourriture (hormis des pseudonectaires et des organes encore à définir) et n'est myrmécotrophique, ou myrmécoxénique, c'est-à-dire fournissant logement et nourriture à la fois. Il est évident aussi qu'il y a tous les degrés parmi la myrmécodomie, depuis l'occupation rapide d'une cavité réellement préadaptée aux fourmis, jusqu'à l'occupation tardive d'une tige rendue creuse par l'âge et rendue ainsi disponible (certains *Clerodendrum*).

Comme en Amérique, les myrmécophytes africaines sont surtout situées dans la forêt tropicale humide et le long des cours d'eau, avec l'exception toutefois des *Acacia* en Afrique Orientale sèche. Le même phénomène existe en Amérique avec les *Acacia* des zones arides du Mexique, de l'Amérique centrale et du Paraguay. Il n'y a pas d'épiphyte réellement myrmécophile connu en Afrique, mais il s'agit toujours d'arbres ou d'arbustes, voire de plantes grimpantes, vivaces, souvent, mais non toujours, recouverts (tiges et feuilles) de poils longs et raides.

En gros, on distingue morphologiquement en Afrique :

1. les formations stipulaires, tels *Macaranga* et *Uragoga* ou les épines des *Acacia*.
2. les formations foliaires en poche à la base du limbe (*Cola*, *Scaphopetalum*).
3. les formations caulinaires ou à tiges creuses (*Vitex*, *Clerodendrum*, *Barteria*).
4. les renflements caulinaires enflés, soit au milieu des entre-nœuds (*Randia*) ou entre les nœuds (*Uncaria*, *Sarcocephalus*, *Plectronia*, *Cuviera*) ou à la base de certaines branches (*Barteria fistulosa*).

Dans le cas de poches stipulaires ou foliaires, l'ouverture qui mène à la cavité est produite naturellement.

Dans d'autres cas, il semble que les ouvertures sont creusées par les fourmis. Le déterminisme de cette attaque par les fourmis des parois en zone de moindre résistance n'est pas connu. On en est réduit aux hypothèses dont l'une serait la présence de kairomones dans les tissus avoisinant les pores.

Wheeler (1913) a fait la distinction entre fourmis-hôtes obligatoires et hôtes facultatifs dans les myrmécophytes. Or on rencontre pas mal d'hôtes obligatoires en Afrique, ce qui signifie que l'association est parfois fort étroite, selon comparable avec les associations existant en Amérique et en Asie. *Viticicola tessmanni*, *Pachysima aethiops* et *P. latifrons* sont parmi les hôtes obligatoires des myrmécophytes africains. Ils sont certainement beaucoup plus nombreux mais certaines plantes ne possèdent que des fourmis timides, peu agressives et peu efficaces à défendre leur plante. Il est vrai que dans ce cas les fourmis varient d'un endroit à l'autre.

Voici la liste d'après Bequaert (1922) et Schnell (1966) des myrmécophytes africaines.

I. LÉGUMINEUSES

Mimosacées : *Acacia* Miller

La réalité des myrmécodomaties des *Acacia* africains a été longtemps mise en doute, même par Bequaert, et beaucoup d'autres auteurs ont longtemps considéré les épines stipulaires comme étant autant de galles creusées par un Insecte (Diptère ou Hyménoptère). Or il n'en est rien et ces structures sont en tout point comparables à celles des *Acacia* américains, les corps beltiens en moins. De nombreux auteurs récents ont repensé le problème depuis Wheeler (1942), notamment Monod (1968) et Hocking (1970). Les dilatations stipulaires ne sont pas non plus des formations induites par les fourmis elles-mêmes, comme certains l'ont parfois prétendu.

Wheeler (1942) cite sept espèces d'*Acacia* africains (*A. seyal* Delile var. *fistula* Schweinfurth, *A. zanzibarica* Moore, *A. drepanolobium* Harms, *A. formicarum* Harms, *A. pseudofistula* Harms, *A. malacocephala* Harms, et *A. bussei* Harms) à épines stipulaires fortement élargies et habitées par les fourmis. Il en existe bien d'autres. Il est un fait que beaucoup d'auteurs anciens ont réellement cru à la théorie cécidogène parce que : 1) les *Acacia* semblables tel *A. seyal* sont sans épines gonflées en Afrique Occidentale, 2) leur taille et apparence est variable d'un arbre à l'autre et parfois sur le même arbre, 3) les fourmis bien qu'arboricoles ne sont nullement des hôtes obligatoires de ces arbres, tout le moins en Afrique.

Bequaert (1922) cite, en effet, quinze fourmis des *Acacia* africains dont 12 *Crematogaster*, un *Cataulacus* et deux *Tetraponera* dont la seule tendance est l'état arboricole et le propension à loger dans n'importe quelle cavité disponible. Monod et Schmitt (1968) citent beaucoup d'autres genres et espèces de fourmis des *Acacia* africains. Notons ici pour la petite histoire que l'*Acacia fistula* a été nommé l'*Acacia* sifflant (saffar = sifflet) à cause des bruits causés par le vent sur les stipules enflées et vides.

Presque tous les auteurs anciens depuis Keller (1892) et Sjöstedt (1908), puis Santschi (1914), Schenck (1914) crurent en la réalité des galles, confondant comme plus tard Bequaert pour les *Clerodendrum* deux choses différentes : galles et stipules. Alluaud et Jeannel (1914) cependant crurent que les fourmis *Crematogaster* produisaient l'élargissement des stipules sans l'intervention d'autres cécidogènes.

Schnell (1966) retrace l'histoire des pseudogalles des *Acacia* africains. Il mentionne notamment que Houard (1921) considérait les stipules enflées comme des galles. Toutes les hypothèses sont mentionnées y compris celle de Santschi (1908) qui considérait avant Jeannel les fourmis comme responsables de leur formation. Quand Schnell écrivit son mémoire celui de Monod n'était pas paru, mais les questions que se pose l'auteur vont dans le sens de tous les spécialistes récents y compris Janzen. L'association semble, en effet, relativement favorable à la plante et les *Acacia* à pseudogalles semblent plus respectés par les herbivores que les autres.

Monod et Schmitt (1968) donnent une liste impressionnante des *Acacia* myrmécophiles d'Afrique, car, et nous le verrons plus loin, il s'agit bien de vrais myrmécophytes et non de galles, et mentionnent 28 espèces distribuées au Kenya, Somalie, Sudan, Ouganda, Éthiopie, Tanzanie, Zambie, Mozambique, Transvaal, c'est-à-dire dans des régions sèches de l'Afrique. D'après Paulian, l'*Acacia myrmecophila* du Sud de Madagascar présente également de semblables renflements formicaire qui sont donc beaucoup plus répandus qu'on ne le croyait. Pourquoi de semblables adaptations n'existent-elles pas au Sénégal ou en Haute Volta ? Cela est bien difficile à expliquer. *Acacia seyal* est commun au Sahel sous sa forme typique sans épine dilatées. Le Sud-ouest et l'Ouest africain ne renferme pas d'*Acacia* à épines renflées.

Aucun *Acacia* myrmécodome n'est connu actuellement d'Arabie, mais il peut en exister. En tout cas, la mention en Inde de stipules dilatés d'*Acacia leucophloea* Willd par Mani (1964) semble bien indiquer que les myrmécodomaties des *Acacia* s'étendent jusqu'aux Indes. On ne connaît malheureusement pas la fourmi qui habite ces stipules.

Comme le souligne Monod, il s'agirait de galles bien singulières que celles dont la présence ou l'absence sont tenues par le botaniste systématique pour de véritables caractères taxonomiques. Ces épines enflées répondent à la définition du stipule : appendices basaux de la feuille ou du pétiole. Tout appareil inséré sur la tige et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires.

Monod donne une étude très précise de l'anatomie des intumescences stipulaires d'*Acacia drepanolobium* et cela est valable pour les autres *Acacia* africains. Tout d'abord sur certains nœuds les bases des deux épines confluent en une masse unique, pleine d'abord d'un parenchyme médullaire et la taille peut être considérable de 30 à 70 cm. Verte d'abord, l'intumescence devient violet sombre ou brun foncé ou

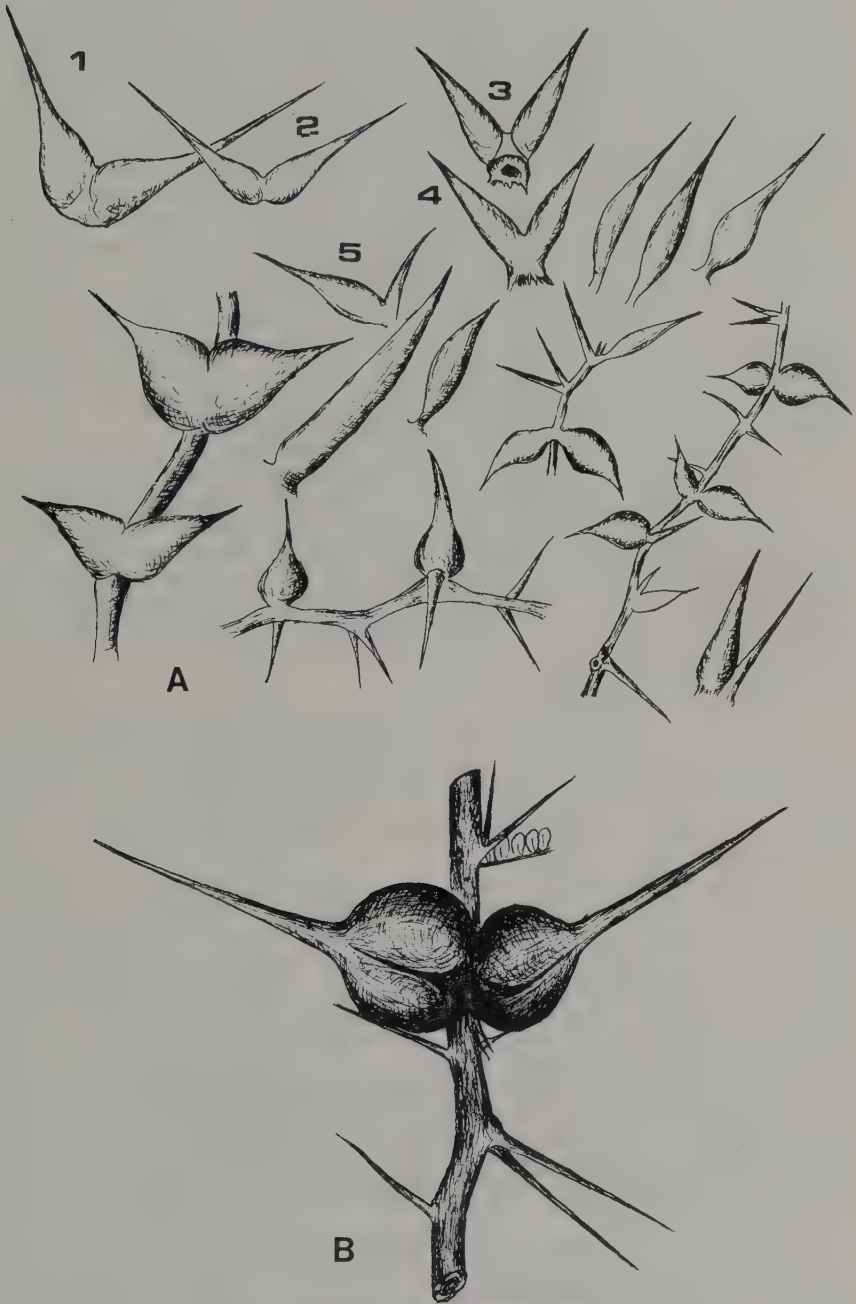


Fig. 21 — A : Acacias à dilatations stipulaires de l'Afrique orientale. 1 à 5 : *Acacia seyal* var. *fistula*. Le reste diverses espèces (d'après Monod et Schmitt, 1968, excepté fig. 3 et 4 originales). B : *Acacia zanzibarica* (S. Moore) (Légum.). Dilatations stipulaires à fourmis. Il n'y a pas de corpuscules beltiens chez les *Acacia* africains.

noirâtre. La boule se vide rapidement et âgée, elle finit par se déchirer et de la sorte « siffle » dans le vent. La disparition de la moelle commence très tôt à 5-6 cm et la boule se vide toute seule, sans intervention des fourmis. Il semble que ce soient les fourmis qui ouvrent à la base un trou lorsque les épines ont atteint environ 15 cm. Les fourmis pénètrent donc à un stade où le tissu médullaire est déjà desséché.

La région hypertrophiée comprend à la fois la base des stipules et peut-être un lambeau de territoire caulinaire. Les fourmis ne sont nullement nécessaires dans la formation de la pseudogalle car dans la région de Dakar (Jardin botanique de l'IFAN), les stipules gonflés se développent sans intervention des fourmis.

Comme les souligne Monod, le renflement préexiste non seulement à l'invasion par les fourmis, mais aussi à celle des Coléoptères, Lépidoptères ou autres Insectes qui viennent s'y installer attirés peut-être par la nature parenchymateuse de l'épine ou tout au moins par le logement. Pour Monod, les renflements stipulaires ne sont ni des cécidies, ni des domaties. Il s'agirait plutôt d'une catégorie intermédiaire, encore à nommer. Sans aller si loin, nous pensons que le terme de domaties est aussi valable pour les *Acacia* africains que pour les espèces américaines. Notons qu'en Afrique aussi beaucoup de ces *Acacia* ont des glandes sucrées pétiolaires. Le terme de pseudogalle employé par Monod est synonyme de domatie.

Monod a étudié sur coupe transversale l'anatomie de la pseudogalle et sa conclusion est qu'à ses débuts l'intumescence stipulaire apparaît comme une dilatation du système vasculaire destiné à la feuille. Cette dilatation se fait par un processus simple, symétrique, localisé qui n'est ni cancéreux, ni anarchique. Il ne s'agit donc aucunement d'une galle ce que déjà tous les observateurs récents soupçonnaient. Monod et Schmitt (1968) ont amplement prouvé que l'intumescence stipulaire des *Acacia* est un élément spontané inscrit dans le patrimoine héréditaire de l'espèce et dont l'apparition est indépendante de toute stimulation extérieure, soit de cécidogènes soit des fourmis. Les expériences de cultures faites à Dakar, au Caire et à Amsterdam à partir de graines sont probantes à ce sujet.

Monod et al. font l'historique des diverses théories et nous ne pouvons y revenir ici. Disons que Houard (1922) et Mani (1964) croyaient dur comme fer à la cécidogénèse à partir de divers insectes dont les Cécidomyes, mais que Paoli (1930) a le premier réellement mis en doute l'origine parasitaire. Pour ce dernier si les épines sont irrégulièrement distribuées, il s'agit tout simplement d'un phénomène d'hétéracanthie comparable à l'hétérophylle, en tout cas d'un polymorphisme des épines (Schinz, 1894).

Monod et al. divisent très correctement les stades d'occupation des épines en 1) stade préformicair, 2) stade formicair, 3) stade post-formicair. Les hôtes des pseudogalles sont très nombreux et nous y reviendrons plus tard avec les recherches de Hocking. Il est certain que les cochenilles et les chenilles de *Lycaenides* sont souvent des hôtes tolérés ou appréciés des fourmis, mais on y rencontre aussi des Coléoptères divers qui sont également étroitement associés à leurs hôtes. D'autres hôtes sont indifférents ou saprophytes ou prédateurs. Les *Crematogaster* sont toujours les fourmis dominantes.

Il y a donc deux principales interprétations de l'association fourmis/*Acacia* : exploitationnistes ou partisans d'une simple exploitation de l'arbre par les fourmis et protectionnistes ou tenants de la coévolution ou symbiose, comme Janzen (1966).

Les quatre conditions essentielles réclamées par Janzen pour qu'il s'agisse bien d'une coévolution fourmis/*Acacia*, conditions remplies en Amérique, sont les suivantes :

1) Production continue de feuilles. 2) stipules ligneux à moelle tendre, 3) nectaires foliaires 4) folioles avec corps de Belt. En réalité, ces caractères ne s'appliquent qu'imparfaitement aux *Acacia* africains car les corps beltiens manquent bien qu'on les ait signalés une fois en Afrique (Troll, 1958) chez *A. drepanolobium* et la glande pétiolaire n'est que peu développée.

D'autre part, les fourmis semblent n'offrir qu'une protection partielle (ou nulle) aux *Acacia* africains tout au moins en ce qui concerne les grands herbivores. Ce côté

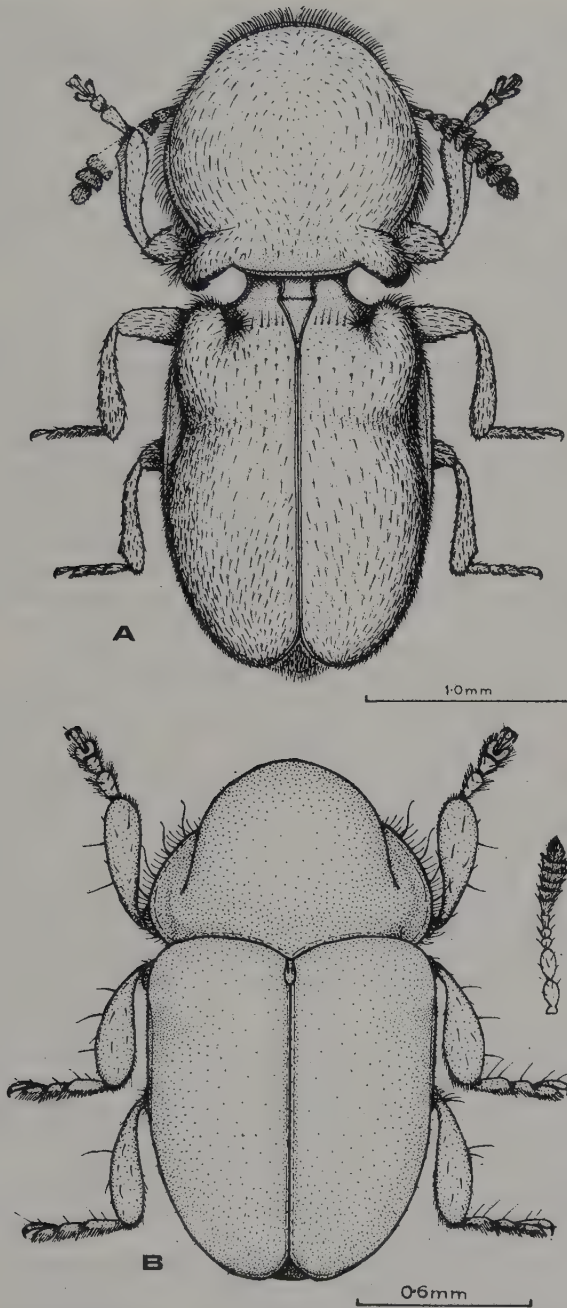


Fig. 22 — A : *Hockingia curiosa* Selman (Chrys. Clytrinae) un symphile avec des soies présumées sécrétrices, jaunes, à l'extrémité des tubercules prénotaux (d'après Selman, 1962). B : Un autre présumé symphyle vivant à l'intérieur des épines d'*Acacia* en Afrique Orientale : le Cryptocéphaline : *Isnus petasus* Selman (d'après Selman, 1962).

du problème doit être réexaminé cependant. Il est vrai aussi que les cynocéphales dévorent le contenu des pseudogalles à fourmis comme les oiseaux dévorent parfois le contenu des stipules des *Acacia* américains, mais les *Atta* n'existent pas en Afrique et la pression de sélection est donc moins grande. L'hypothèse de la neutralité de l'association est défendue par Paoli (1930) qui prétend que l'*Acacia* n'est pas myrmécophile mais que c'est le *Crematogaster* qui est acaciophile, attiré par l'ombre et le logis offert.

En réalité, des expériences comparatives sont nécessaires entre un arbre fréquenté par les fourmis et un arbre sans fourmis, telles celles faites par Janzen au Mexique. Les expériences de Brédo en défaunant au parathion des *Acacia* du Kenya ont prouvé l'origine spontanée des stipules mais non l'utilité ou la non utilité des fourmis.

Il semble donc, en conclusion, que l'association fourmi/*Acacia* en Afrique est tardive et que la cavité se creuse indépendamment des fourmis et des gallicoles. La moelle se dessèche d'elle-même ce que nous constatons chez beaucoup de myrmécophytes. Les stipules sont plus irrégulières pour les *Acacia* africains que pour leurs cousins américains (hétéracanthie). La pseudo-galle, notamment chez *Acacia drepanolobium* et beaucoup d'autres espèces, est une situation héréditaire, expression extrême d'une tendance du genre à gonfler les stipules. Curieusement cette tendance est inconnue en Australie, berceau probable du genre *Acacia*.

Hocking (1970) qui cite 18 espèces d'*Acacia* africains à stipules gonflés mentionne une vingtaine de fourmis sur ces arbres : Myrmicinae : *Crematogaster* : Pseudomyrmicinae : *Tetraponera* ; Dolichoderinae : *Semonius* et *Tapinoma*. Les quatre espèces de *Crematogaster* ne sont pas exclusivement inféodées aux *Acacia*, mais semblent y être abondantes : *C. castanea* F. Smith, *C. mimosae* Santschi, *C. nigricaps* Emery et *C. sjostedti* Mayr.

La morphologie des pseudogalles est décrite en détail par Hocking et la couleur varie du rouge-brun au noir et au violet, au gris et au blanc. *Acacia drepanolobium* produit des stipules gonflés au Canada en serre sans l'aide de cécidogènes et de fourmis ce qui confirme ce que l'on savait déjà.

Toujours d'après Hocking, les *Crematogaster* semblent bien défendre les *Acacia* africains, sortent et deviennent agressives à la moindre alerte. L'auteur canadien a pu observer et noter le comportement de la fourmi sur place alors que presque tous les auteurs précédents ne l'ont guère fait.

Sur *Acacia*, il y a une dizaine de cécidogènes fabriquant des galles véritables, principalement sur la tige, la feuille, le bouton, la cosse, et... Monod (1968) avait déjà décrit 41 cas de galles réelles sur *Acacia* est-africains et malgaches. Outre ces gallicoles, on peut compter dans des pseudogalles elles-mêmes (domaties) en Afrique de l'Est selon Hocking 90 associés facultatifs, 24 associés avec les stipules et non avec les fourmis, 38 associés avec les fourmis, plus 7 espèces de fourmis. Cela fait un total de 169 espèces d'insectes recensés sur *Acacia drepanolobium* en Afrique orientale. De tous ces insectes ce sont les Coléoptères et les Hyménoptères qui sont les plus nombreux. Les Coccides et pucerons sont assez abondants aussi. Un oiseau au moins *Dinemellia dinemelli* (Rüppel), typiquement restreint à l'Afrique orientale, niche dans cet *Acacia* et ajoute des rameaux sous son nid. Cet oiseau comme les oiseaux à *Acacia* du Mexique semble ouvrir aussi les renflements stipulaires. La giraffe et le bétail broutent les pousses de l'arbre. Sont-ils perturbés par la présence des fourmis ? Cela est à revoir. Également un mollusque, *Succinea concisa* Morelet, s'abrite volontiers à l'intérieur des pseudogalles.

Les plus intéressants dans l'étude de Hocking, c'est la découverte de deux Chrysomélides adultes probablement symphiles à l'intérieur des renflements stipulaires d'*Acacia drepanolobium* en Tanzanie. Ces Chrysomélides ont été étudiés par Selman (1962). L'un d'entre eux appartient à un genre nouveau. Il s'agit d'*Hockingia curiosa* Selman un Clytrine, sous-famille associée aux fourmis (synoécètes) à l'état larvaire seulement. L'autre est un Cryptocéphaline, le premier adulte de cette sous-famille qui soit myrmécophile, *Isnus petasus* Selman.

Concernant *Hockingia*, Selman mentionne que l'espèce est un remarquable mimique de *Crematogaster*. L'espèce possède une zone de poils jaunâtres, forts, aux extrémités des tubercules pronotaux. Les touffes de soies sécrétrices jaunes ou rouge jaunâtre (trichomes) sont des caractéristiques fréquentes des Coléoptères myrmécophiles. Les fourmis en lèchent la sécrétion. Chez *Isnus*, les caractères myrmécophiles sont moins développés mais l'espèce a également des soies longues et incurvées sur les lobes latéraux du pronotum. En plus de ces deux symphiles, ou présumés tels, les épines stipulaires d'*Acacia drepanolobium* tanzaniens abritent également de petits *Syagrus* (Eumolpines) : *Syagrus ortabiensis* Selman, *S. koullmannensis* Selman et probablement d'autres espèces. Toutes ces espèces vivent avec *Crematogaster sjöstedti* Mayr et *Camponotus rufoglaucus* Jord. Sont-elles symphiles ou synoécètes ? Probablement, les *Syagrus* appartiennent à la seconde catégorie.

En gros, comme hôtes des dilatations stipulaires, Hocking (1970) cite des Thysanoures, des Blattides, des Psocoptères, des Coccides, des Coléoptères (Buprestides, Chrysomélides, Curculionides), des Lépidoptères dont une chenille de Lycaenide sans doute symphile, des Diptères, des Hyménoptères divers, des Acariens, des Pseudoscorpions.

En conclusion, il ressort de l'étude de Hocking que les épines stipulaires sont des structures spontanées, non cécidogènes, ce qui confirme les conclusions de Monod. Il y a des galles sur les *Acacia*, mais ces galles n'ont rien à voir avec les stipules enflés. Pour l'auteur canadien, les pseudogalles sont issues de la sélection naturelle.

Un cas d'homochromie intéressant est figuré ici : il s'agit de la ressemblance entre les épines stipulaires des *Acacia* et un *Sphodromatis* ce qui semble indiquer une longue association entre les deux.

Hocking admet sans discussion la protection contre les herbivores grâce aux fourmis et le principe de coévolution bien que cette protection soit certes moins grande qu'en Amérique.

Les plus remarquables commensaux des fourmis à l'intérieur des stipules sont certes *Isnus* et *Hockingia* dont la ressemblance avec leurs hôtes *Crematogaster nigriceps* et *C. mimosae* est frappante et dont la biologie est certainement celle de symphiles. Beaucoup de symphiles et de synoécètes trouvés à l'intérieur des pseudogalles sont trop gros pour pouvoir ressortir par l'ouverture fréquentée par les fourmis. Ils ont dû être introduits par les fourmis à l'état d'œuf ou de larve. Le cas des Eumolpines à larves radicales est à étudier spécialement.

Les pseudogalles sont habitées par de nombreux insectes dont beaucoup sont encore inconnus. Cette évolution parallèle est à triple volet. Elle a dû être fort longue et évoluer à la fois avec les *Acacia* et les fourmis. Elle a abouti à des types uniques encore inconnus ailleurs. Elle a dû certainement durer tout le Tertiaire et suivre l'évolution des plantes à fleurs.

Notons pour terminer que la plupart des représentants australiens du genre *Acacia* ont des diaspores (graines) avec des arilles indiquant la dispersion active par les oiseaux ou les fourmis (Davidson et Morton, 1984). Les *Acacia* de la zone aride australienne peuvent donc être classés en ornithocores, myrmécochores et espèces non zoochores. Les arilles riches en lipides et fortement colorés des espèces ornithocores sont plus nourrissants que les petits appendices blancs des espèces myrmécochores. De telles adaptations existent-elles en Afrique et en Amérique avec les *Acacia* ? En tout cas, si la sélection de la myrmécochorie a été forte dans les régions semi-désertiques de l'Australie, l'évolution n'a pas suivi dans les autres domaines (domaties, corps nourriciers) et la raison en est peut-être, nous l'avons vu, la moindre pression sélective des herbivores marsupiaux. Des pseudo-nectaires pas spécialement développés existent sur les *Acacia* australiens et sont fréquentés par les fourmis.



Fig. 23 — La remarquable ressemblance entre le Mantide *Sphodromantis obscura* et les renflements stipulaires d'*Acacia drepanolobium* semble indiquer une association longue et étroite entre l'insecte et la plante myrmécophile. Les fourmis du genre *Crematogaster* qui habitent les épines de cet *Acacia* sont la proie principale du Mantide (d'après B. Hocking, 1975).

Caesalpinacées : Schotia Jacquin

Dix-huit espèces ont été décrites d'Afrique Tropicale. Une seule est connue comme étant myrmécophile : *Schotia africana* (Baillon). Il s'agit d'un arbre glabre de 8 à 10 m de haut qui ressemble énormément au genre indien *Humboldtia*, qui est également myrmécophile.

Schotia africana a été signalé de l'Ouest africain (Cameroun, Guinée, Gabon). Les entre-nœuds des jeunes branches sont souvent enflés vers le nœud supérieur et

creux. Les parois sont percées d'un trou par lequel les fourmis ont accès à la cavité interne. Schnell a trouvé des renflements caulinaires seulement chez les spécimens en provenance du Cameroun mais par ailleurs. Il décrit ces renflements préformés des entre-nœuds qui parfois en occupent la totalité. L'ouverture latérale se trouve vers le sommet. Elle est elliptique à bords minces. Un bourrelet cicatriciel entoure ce pore ce qui signifie probablement une interventions des fourmis dans le creusement. Ces pores semblent opposés à l'insertion du pétiole et présenter un décalage de 180° d'un nœud à l'autre ce qui semblerait indiquer la prédisposition de ce site.

Schnell note également que les folioles de *Schotia africana* portent sur la base de leur limbe des glandes arrondies peu saillantes en disposition paire de part et d'autre de la nervure médiane. On ne connaît pas l'indice de fréquentation des fourmis sur ces pseudonectaires.

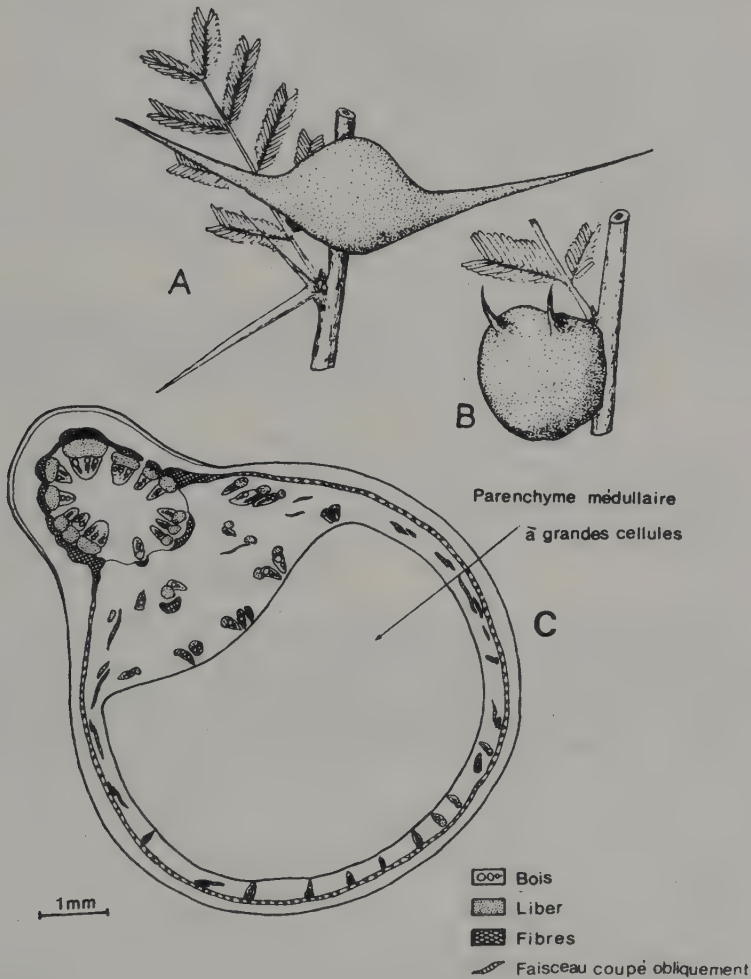


Fig. 24 A - B. Épines stipulaires d'un *Acacia* (*A. Leucophloea* Willd) aux Indes (d'après Mani, 1964 qui les prenait pour les galls).

C : *Acacia drepanolobium*, coupe transversale schématique de la tige et d'une dilatation stipulaire, stade jeune (d'après Monod & Schmitt, 1968).

2. EUPHORBIACÉES

Macaranga Du Petit Thouars.

Les formations myrmécophytes de cet arbre africain sont modestes par rapport aux adaptations fournies par les espèces indo-malaises. Le genre comprend à lui seul 280 espèces africaines, malgaches, indomalaises, australiennes et polynésiennes. Les espèces malaises surtout ont des tiges creuses habituées par les fourmis. Quarante espèces ont été décrites d'Afrique.

Plusieurs espèces africaines étudiées par Bequaert (1922) et Schnell (1966) sont considérées comme myrmécophiles, mais ne produisent pas de corps beccariens comme les espèces malaises. Les *Macaranga* sont des arbres ou arbustes à feuilles souvent palmées, parfois dioïques.

M. saccifera Pax est considéré comme myrmécophile car les stipules de grande taille sont contournées en urnes et dans ces urnes se trouvent des fourmis (*Crematogaster africana tibialis* Santschi, d'après Wheeler, 1922).

C'est Pax en 1894 qui attira le premier l'attention sur le fait que cette plante non seulement a des pseudonectaires à la base du limbe dans des plis de chaque côté du pétiole visités par les fourmis, mais aussi des stipules en sacs. Il la qualifie donc de myrmécophile probable. La plante a été décrite du Zaïre, mais elle existe ailleurs : Cameroun, Nigéria, Mali. Au jardin botanique de Bruxelles, la plante pousse avec des urnes ce qui prouve une fois de plus que la structure est liée à son patrimoine génétique. L'ouverture réduite de ces poches par où pénètrent les fourmis est au-dessus de ces stipules (de Wildeman, 1919).

Beaucoup de *Macaranga* africains semblent aussi posséder deux glandes à la base du limbe, des stipules foliacées de 2 à 5 cm et sont probablement aussi myrmécophiles. *M. heterophylla* Müller en Casamance, *M. hendelotti* Baillon du Sénégal ont des pseudonectaires sur le limbe mais, semble-t-il, des stipules moins développés. Pour Bequaert, *M. saccifera* appartient à un stade très primitif de la myrmécophilie, comparé à d'autres plantes à fourmis.

On retrouve d'autres caractères myrmécophiles chez d'autres *Macaranga* africains, tels *M. schweinfurthii* Pax qui a des stipules persistants (Pax, 1914) de 3 à 5 cm de long sur 2 à 3 cm de large, en sac à la base, insérés obliquement et peut-être occupés aussi par les fourmis. Ces stipules ne sont pas cependant disposés en urnes et le caractère myrmécophile est encore hypothétiques. Les glandes foliaires sont cependant présentes ce qui peut signifier une relation même lâche avec les fourmis.

Alchornea Swartz.

A. cordifolia J. Müller est parfois colonisé par des fourmis (Schnell, 1966). Cette plante des milieux aquatiques abonde dans la forêt secondaire. Elle possède des pseudonectaires à l'aiselle des nervures basilaires du limbe. Il y a parfois de petites constructions édifiées par les fourmis sur ces glandes. Ce n'est donc pas un réel myrmécophyte, pas plus que *Clerodendrum fragrans* (Ventenat) où les fourmis construisent de telles structures sur les glandes foliaires mais la plante ne les abrite pas. (Jolivet, 1983).

3. PANDACÉES

Microdesmis J.D. Hocker.

Un espèce, *M. puberula* J.D. Hocker, citée par de Wildeman (1910), et par Schnell (1966) n'est peut être pas non plus une réelle myrmécophyte. De plus amples observations sont nécessaires pour en préciser le statut. Il existe bien des galeries mais le caractère myrmécophile n'est pas prononcé.



Fig. 25 — *Macaranga saccifera* Pax.

a : Portion de branche avec des stipules en poche ;

b : extrémité de branche avec des stipules et une feuille vue de dessus montrant les deux plis à la base du limbe (d'après de Wildeman, 1905).

4. STERCULIACÉES

Vaste famille de 60 genres et 700 espèces apparentés aux Tiliacées et aux Euphorbiacées.

Cola Schott & Endlicher.

Ce genre contient 125 espèces principalement de la forêt occidentale africaine. Quelques espèces possèdent à la base du limbe une paire de petites poches qui sont généralement occupées par les fourmis. En outre, ces espèces myrmécophiles diffèrent des autres formes en ayant les branches et les feuilles couvertes de nombreux poils allongés, raides, de couleur brune ou brun-rouge. Les autres espèces du genre sont généralement glabres.

Bequaert (1922) mentionne *Cola dewevrei* De Wildeman & Durand, *C. laurentii* de Wildeman et *C. marsupium* K. Schumann comme étant myrmécophiles. Schnell (1966) décrit *Cola marsupium*. Les trois *Cola* du Sénégal : *Cola cordifolia* Cavanilles, *C. laurifolia* Masters et *C. nitida* (Ventenat) ne sont certainement pas myrmécophiles.

Selon Schnell, les larges feuilles de *C. marsupium* portent deux poches à la base du limbe, une de chaque côté de la nervure médiane. Comme le soulignait déjà Bequaert, ces poches sont constituées par un bombement du limbe sur la face supérieure et s'ouvrent à la face inférieure par des fentes, parfois partiellement bouchées par les fourmis. La taille de ces poches peut dépasser 10 mm de long sur 5-6 mm de large. Elles semblent présentes sur toutes les feuilles.

Les espèces de fourmis signalées par Bequaert sont *Engramma kohli* Forel et *Plagirolepis mediorufa* (Forel), deux espèces trop timides, semble-t-il, pour constituer d'efficaces gardes du corps. Schnell souligne que ces poches basales présentent parfois

des ouvertures sur leur face supérieure. Peut-être ceci est-il dû à l'intervention des fourmis. La pilosité des poches est plus dense que celle du reste de la feuille.

Il semble, d'après Schnell, se constituer un gradient des poches de la base vers le sommet du limbe car des poches plus petites ou des boursouflures apparaissent parfois, ce qui les fait ressembler à des acarodomaties.

Scaphopetalum Master

Ce genre africain contient 15 espèces. C'est de Wildeman (1897) qui a signalé le premier le caractère myrmécophile de *S. thonneri* de Wildeman & Durand. Il s'agit d'un arbuste zairois de 2 à 4 m de hauteur de la forêt primaire. Les deux espèces myrmécophytes connues (Section *Physcophyllum* K. Schumann), c'est-à-dire possédant des poches à la base du limbe sur le côté de la nervure principale sont *S. thonneri* et *S. dewevrei* de Wildeman & Durand.

L'espèce *S. thonneri* est connue du Zaïre, Cameroun, Gabon et Congo. La particularité de cette espèce et de la voisine est de posséder des poches foliaires impaires et alternantes d'une feuille à l'autre : à droite de la nervure principale chez les feuilles de droite et à gauche chez les feuilles de gauche. La position de la poche impaire entraîne un déplacement corrélatif de la nervure latérale basale qui devient parallèle à la médiane au niveau de la poche.

La poche est en saillie au dessus de la feuille qui devient asymétrique. Ces poches peuvent atteindre de 25 à 50 mm de long et de 6 à 8 mm de large à la base. L'orifice de pénétration des fourmis est constitué d'une fente étroite en dessous dont la longueur varie du tiers à la totalité de la poche.

La poche comme d'ailleurs les branches de la plante possède des poils raides, hérissés, brun-rouge qui sont plus denses sur la partie supérieure de la poche que sur le reste du limbe. Cette particularité nous le rappellerions ailleurs est courante, mais pas générale, chez les myrmécophytes. Quand des ouvertures se présentent sur la partie supérieure, elles présentent un bourrelet cicatriciel ce qui signifie une intervention des fourmis. Il arrive aussi que certaines feuilles possèdent des poches paires ce qui plaide en faveur de l'homologie avec *Cola marsupium*. A noter que des fourmis ont été trouvées dans les ascidies des deux espèces de *Scaphopetalum*, notamment *Engramma kohli* Forel et *E. lujae* Forel au Zaïre.

5. FLACOURTIACÉES

Deux genres de cette famille ont été cités, peut-être abusivement comme étant myrmécophiles : Ce sont les genres *Buchnerodendron* Gürke avec 5 espèces africaines et *Caloncoba* Gilg avec 15 espèces, tropicales africaines également.

La première espèce, *Buchnerodendron speciosum* Gürke, un petit arbre de la forêt galerie, a semble-t-il, des branches creuses habitées par *Crematogaster excisa* Mayr. Deux ou trois petites ouvertures, d'après Bequaert, mènent à la cavité. Il ne semble pas y avoir de Coccides à l'intérieur mais celles-ci sont communes sur les feuilles. Le doute subsiste cependant pour cette plante.

La deuxième espèce est *Caloncoba laurentii* (de Wildeman & Durand) (= *welwitschii* (Oliver)). Les branches de cet arbre sont dites fistuleuses et l'espèce semble myrmécophile. Des trous de sortie sont percés à différents niveaux, souvent à la cicatrice d'une feuille, comme chez les *Clerodendrum*. Le cas de myrmécophilie ici est encore à vérifier.

6. PASSIFLORACÉES

Un seul genre de cette famille, le genre *Barteria* avec 5 espèces en Afrique Occidentale semble être un myrmécophyte confirmé. Les *Barteria* ont une fourmi associée obligatoire du genre *Pachysima* qu'ils ne partagent autant qu'on puisse le savoir qu'avec la Rubiacée *Heinsia* (= *Epitaberna*) *myrmoecia*.

Les *Barteria fistulosa* Masters sont des arbustes ou des arbres avec les tiges creuses ou enflées à la base. Ils sont surtout répandus dans la forêt secondaire ou la forêt-galerie et leur port est caractéristique : branches horizontales à larges feuilles étalées. Les arbres sont figurés par Bequaert (1922). Les indigènes du Zaïre n'aiment guère couper cet arbre à cause de ses fourmis agressives qui sortent de partout au moindre effleurement des branches.

Toutes les espèces de *Barteria* semblent également myrmécophiles et plusieurs espèces sont citées dans l'ouvrage de Bequaert.

Une particularité de ces arbres, c'est que la plupart de ses branches sont caduques : elles stoppent de grandir, perdent leurs feuilles et graduellement sèchent et tombent au sol. Ces branches s'accumulent sous l'arbre. Cette propriété est-elle en rapport avec la myrmécophilie ? Cela reste encore à étudier. Il y a des branches stériles et des branches fertiles produisant des fleurs. Les deux sont habitées par des fourmis. Les jeunes branches fertiles possèdent de la moelle qui disparaît ensuite vraisemblablement sans l'intervention des fourmis. Les autres branches deviennent creuses naturellement par lyse de la moelle. Les *Pachysima* creusent elles-mêmes les orifices d'entrée, mais cela ne doit causer aucun problème car les parois des cavités cèdent facilement.

C'est *Pachysima aethiops* (Emery) qui occupe l'intérieur des arbres, bien que des colonies de *Pachysima latifrons* (Emery) y aient aussi été rencontrées. À peine l'arbre est-il touché que les fourmis sortent en nombre et explorent agressivement le tronc, les branches et les feuilles. Quelques ouvrières se laissent tomber sur l'intrus et attaquent ainsi directement l'agresseur, homme ou animal. La piqûre de *P. aethiops* est très douloureuse et reste cuisante pour des heures. Il est hors de doute que la fourmi ne défende bien la plante.

Les arbres habités par *Pachysima* sont généralement en bonne santé et sans guère d'attaques d'insectes, contrairement aux spécimens sans fourmis. Ceux-ci peuvent être attaqués par des chenilles et abriter alors des *Crematogaster* et des *Oecophylla longinoda* bien moins efficaces. Les Bostrychides aussi attaquent le tronc, ce qui n'empêche pas d'ailleurs le *Pachysima* de tolérer quelques phytophages comme des Cécidomyiidae.

Un vieux *Barteria fistulosa* est occupé par une simple colonie de *Pachysima*, peut-être résultant de la fusion de différents nids fondés indépendamment au début par plusieurs reines sur le même arbre à l'état jeune. Pendant la fondation de la colonie, la reine clôt l'ouverture avec des particules desséchées de moelle. Celle-ci sera réouverte plus tard par les ouvrières. Chaque colonie perce les partitions entre les entre-nœuds pour créer une galerie continue. On appelle ainsi pléométriose l'alliance de plusieurs reines pour la fondation de la colonie. C'est von Ihering (1907) qui pensait que *Cecropia adenopus* était colonisée par pléométriose par *Azteca mülleri*. Probablement toutes les reines sauf une sont tuées ultérieurement. D'après Janzen (1972) c'est seulement quand la colonie a environ 20 ouvrières qu'elle commence à patrouiller l'arbre, ce qui demande une année environ. La colonie complète atteint de 1000 à 4000 ouvrières, *P. aethiops* étant beaucoup plus commun que *P. latifrons*.

Outre les domaties, quels avantages la *Pachysima* tire-t-elle des *Barteria* ? Certainement les sucres des pseudonectaires. Peut-être aussi quelques sucs tirés de l'écorce et de l'épiderme des feuilles et des jeunes fleurs, de la moelle que les fourmis mâchent. Des Coccides se trouvent aussi à l'intérieur (*Pseudococcus citri*, *Stictococcus formicarius* Newstead), ainsi que des Phorides (*Hypocera tristis* H. Schmitz). Wheeler et Bailey (1920) semblent avoir prouvé en analysant la nourriture des *Pachysima* ouvrières et larves que les Coccides sont partiellement consommés, mais que la

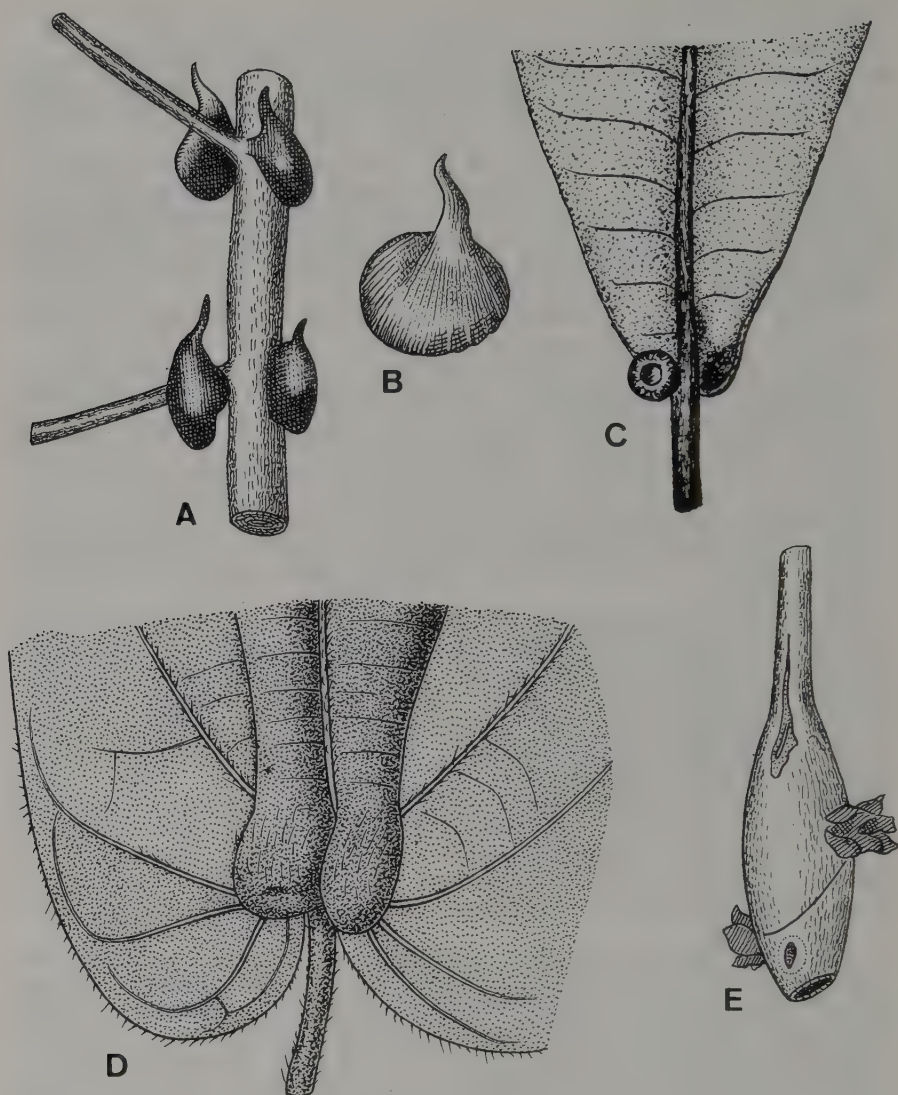


Fig. 26 — Diverses domaties africaines (d'après Schnell, 1966).

A : *Macaranga saccifera* Pax (Euphorbiacées) Fragment de rameau avec base des pétioles et stipules contournées en forme d'outres ;

B : Une stipule ;

C : *Gardenia imperialis* K. Schum. (Rubiacees) Face inférieure du limbe montrant à gauche des constructions édifiées par les fourmis ;

D : *Cola marsupium* K. Schum. (Sterculiacées) Face supérieure du limbe montrant les deux poches basales symétriques ;

E : *Barteria nigritiana* Hook (Passifloracée). Entre-nœud creux.

nourriture est aussi végétale : spores de champignons, mycélium, tissus végétaux, pollen.

Bequaert (1922) a aussi remarqué que les fourmis nettoyaient le sol autour de l'arbre et empêchaient la repousse de toute végétation sur un rayon de 5 à 6 m probablement écrit-il « by nipping the tender shoots of young plants ». Cela avait aussi été remarqué par Kohl (1909).

Ce fait est bien connu pour beaucoup de myrmécophytes comme les *Triplaris* au Brésil et les *Pseudomyrmex triplaris* Forel (Ule, 1907), les *Acacia* américains et leurs *Pseudomyrmex*, les *Cecropia* et leurs *Azteca*. Cette observation est pleinement confirmée par Janzen (1972). Selon ce dernier auteur, les *Pachysima* ne s'éloignent pas de l'arbre sauf pour attaquer les plantes parasites et semblent obtenir toute leur nourriture de l'arbre lui-même et de ses occupants.

Quand les branches mortes sèchent, puis tombent de l'arbre après quelques semaines, les *Pachysima* les ont abandonnées depuis longtemps. Des fourmis simplement attachées aux cavités, telles des *Crematogaster* peuvent alors les occuper. Elles ne participent en rien à la défense de l'arbre.

Outre les deux espèces de *Pachysima* (*P. aethiops* et *P. latifrons*), hôtes obligatoires de l'arbre, les espèces suivantes ont été rencontrées sur l'arbre mais en sont des hôtes accidentels :

Tetraponera anthracina (Santschi), *T. mocquersyi* (E. André) *T. oberbacki* (Forel), *T. ophthalmica* (Emery), *T. prelli* (Forel), *Grematogaster excisa impressa* (Emery), *C. impressiceps* (Mayr), *C. striatula* Emery.

Chez un autre arbre du Zaïre, *Barteria dewevrei*, il n'y a pas de boursouflures sur les branches mais celles-ci sont creuses, la moelle ne subsistant que à l'extrémité des jeunes branches. Ces arbres contiennent parfois des colonies de *Crematogaster africana schumanni* (Mayr). Il y a aussi des Coccides insérés dans des dépressions de la paroi. Normalement la fourmi « obligatoire » est *Pachysima aethiops* (F. Smith).

D'après Schnell, les ouvertures de *Barteria fistulosa* sont généralement opposées aux feuilles ce qui est d'ailleurs montré dans les excellents dessins de la planche 2 de l'ouvrage. Il semble que la lyse de la moelle soit naturelle mais que les fourmis interviennent dans la formation du pore de pénétration. Schnell confirme la protection efficace donnée par la fourmi.

Les précédents auteurs citent d'autres espèces myrmécophiles parmi les *Barteria* (qui le sont probablement toutes) : *B. nigritiana* J.D. Hooker du Cameroun, Gabon, *B. soyauxii* Engler et une espèce indéterminée. Dans ses conclusions, Schnell confirme l'aspect myrmécophile de la plante et de la colonisation active par la fourmi. Il souligne aussi l'existence sur jeunes feuilles de *Barteria* de dents glanduleuses qui pourraient être apparentées aux perlules ou aux corps nourriciers, ceci en plus des pseudonectaires.

Le genre *Pachysima* Emery est localisé d'après Wheeler dans les régions équatoriales occidentales de l'Afrique. Il y a une relative coïncidence entre l'aire des *Barteria* et celle de ces fourmis.

Janzen (1972) qui a observé *Barteria fistulosa* et *Pachysima aethiops* dans la forêt humide du Nigéria conclut à la coévolution de la plante et de l'insecte. L'association est positive pour les deux parties et ce n'est pas être finaliste que de l'affirmer. C'est une question de simple bon sens. L'occupation de *Barteria* par les fourmis produit plus de feuilles, plus de branches, moins de dommage par les phytophages sur l'arbre colonisé que sur celui qui ne l'est pas. La défense contre les mammifères herbivores, éléphants, bovidae, antilopes, peut avoir développé chez ces grandes ouvrières, une piqure et morsure douloureuse, et l'habitude de tomber sur l'agresseur de la couronne de feuilles ; ceci par simple sélection. Telle est du moins l'opinion de Janzen. Les *Pachysima* aussi nous l'avons vu attaquent les plantes adjacentes à l'arbre et nettoient les feuilles des arbres des débris et des épiphylls, toujours selon les observations de Janzen.

Les graines de *Barteria* sont disséminées par les oiseaux et de petits mammifères. Dans la forêt nigérienne, dû à la quasi extinction totale des mammifères

sauvages herbivores par la chasse, les seuls ennemis potentiels actuel des *Barteria* sont les insectes (chenilles, Coléoptères et Orthoptères). Notons pour terminer que les *Pachysima* produisent une odeur fétide (Janzen, 1972).

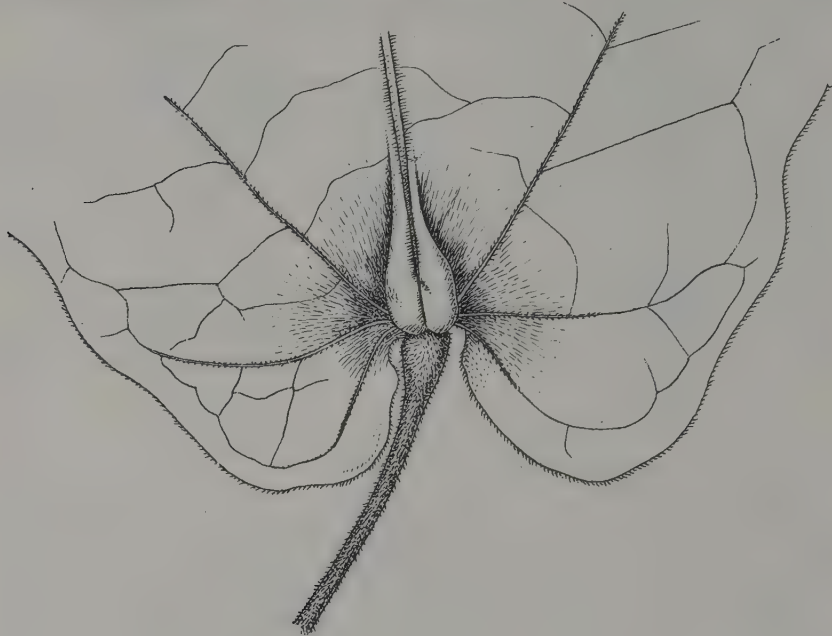


Fig. 27 — *Cola Laurentii* De Wildeman. Partie inférieure de la feuille vue de dessous, avec deux poches à la base du limbe. Zaïre (d'après Bequaert, 1922).

7. BIGNONIACEES

Tous les cas sont douteux. La famille est presque exclusivement tropicale et comprend 120 genres et 650 espèces, arbres, arbustes, lianes et xérophytes. Trois espèces ont été signalées comme étant peut-être myrmécophiles :

Stereospermum dentatum Richard.

Le genre *Stereospermum* comprend 24 espèces en Afrique et en Asie. D'après Benzig (1894), la moelle des branches serait creusée entre deux entre-nœuds et la cavité est habitée par *Tetraponera benzigi* (Emery), son couvain et quelques Coccides. L'ouverture est au sommet de ce qui serait peut-être une feuille avortée. Il n'y a pas de renflement visibles extérieurement. Le caractère myrmécophyte de la plante est discutable et à révéfier.

Kigelia africana (Lamarck) et *Newbouldia laevis* (P. de Beauvois) ont été citées par Annibale (1907) comme myrmécophiles parce qu'il existe des nectaires sous les feuilles. Chez *Kigelia*, les inflorescences sont portées sur le vieux bois pendant en de très longues tiges. Les deux genres semblent monospécifiques.

Il semble cependant que les spécimens de *Newbouldia laevis* présentent des tiges creuses portant des fleurs et ces cavités présentent une ou deux ouvertures à la base. Dans les deux cas de plus amples examens sur le terrain sont nécessaires pour établir le bien fondé de la qualité de myrmécophile appliquée à ces deux plantes. Il faut aussi identifier les fourmis qui les fréquentent.

8. VERBENACEES

Avec les Verbénacées, nous abordons une famille qui au moins en Afrique et en Asie a une vocation myrmécophile très nette dans deux genres. Les pseudonectaires y sont généralement présents et très souvent les tiges âgées, après résorption de la moelle, sont creuses et abritent des fourmis attirées probablement par les glandes foliaires et le logement offert. Deux genres sont surtout concernés : *Vitex* et *Clerodendrum*.

Clerodendrum Linne.

Le genre est vaste et la systématique des espèces encore un peu confuse malgré des révisions récentes. Il y a environ 400 espèces de recensées, la plupart tropicales ou subtropicales. Au début les étamines se projettent hors de la corolle et le style mûr se courbe à son tour. Après quoi les étamines s'enroulent et le style prend leur place. La fleur est donc protandre et adaptée à la pollinisation par les papillons, les abeilles, bien que les moustiques et les Hyménoptères parasites de la dédaignent pas. L'odeur des fleurs est généralement très agréable et rappelle celle du jasmin. Celle des feuilles est repoussante et celles-ci contiennent des diterpènes à effet « antifécondant » et des principes amers tels la clérodendrine et la clérodine. Il semblerait donc que ces plantes n'aient pas besoin de fourmis comme moyen de défense et cependant ces végétaux attirent les fourmis qui puisent aux pseudonectaires du calice et des feuilles. Ces fourmis repoussent certains insectes et en tolèrent d'autres qui commettent des dégâts et ont passé la barrière chimique. Souvent les fourmis élèvent aussi des cochenilles. La corolle des *Clerodendrum* est souvent blanche ou rouge. Le calice est généralement vert mais au moins une espèce, *C. thomsonae* Balfour a la corolle rouge et le calice blanc.

Plusieurs espèces ont les entre-nœuds creux et habités par les fourmis, tant en Afrique qu'en Asie. Il semble que toute les espèces ayant des tiges ligneuses après plusieurs années soient capables d'abriter par résorption de la moelle des fourmis. Les orifices sont généralement percés sur les cicatrices des pétioles foliaires. D'autres espèces, telles *C. fragrans* en Asie, généralement herbacées, ne développent probablement pas de domaties, les tiges restant fines et petites. Elles attirent cependant les fourmis par la présence de pseudonectaires nombreux.

Il y a plus de 150 espèces de *Clerodendrum* de décrites d'Afrique et presque toutes sont communes dans les clairières des forêts ou le long des rivières.

En Afrique, *Clerodendrum excavatum* de Wildeman, *C. angolense* Gürke, *C. cavum* de Wildeman, *C. formicarum* Gürke semblent myrmécophiles. Dans *C. excavatum* Bequaert (1922) a trouvé des ouvrières, le couvain et la reine. Gürke a trouvé chez *C. formicarum* des *Crematogaster*. Le fait que la tige soit creuse sur toute sa longueur ou seulement au niveau des entre-nœuds ne signifie rien, car les septa des nœuds deviennent minces avec le temps et peuvent soit disparaître soit être détruits par les fourmis. Généralement au niveau des nœuds le reste des septa est utilisé par les fourmis pour y déposer le couvain ou dans certains endroits les excréta, les déchets divers. L'article de Wildeman (1920) est on ne peut plus confus et mélange les espèces dont il ne respecte même pas l'orthographe.

En mentionnant que les renflements caulinaires de *C. formicarum* sont dus à des galles de *Copium* (Tingidae), Bequaert (1922) confond deux choses : premièrement une galle qui existe et est également abondante en Asie sur d'autres espèces, mais n'est ni creuse, ni colonisée par les fourmis, deuxièmement les tiges creuses occupées par les fourmis et qui n'ont rien à voir avec les galles.

Schnell (1966) mentionne les espèces africaines suivantes qui présentent sur échantillon d'herbier des caractères de myrmécophytes (tiges creuses et pores) : *C. angolense* Gürke, *C. capitatum* (de Wildeman), *C. speciosissimum* Paxt, *C. formicarum* Gürke, *C. grandifolium* Gürke, *C. gürkei* Baker. Il figure les tiges de *C. capitatum*.

En gros, l'utilisation d'une cavité préformée par les fourmis existe bien chez les *Clerodendrum* et la dissolution de la moelle est préalable à l'établissement

des fourmis qui pénètrent par un point de moindre résistance, la cicatrice des pétioles. Les pseudonectaires attirent certainement les fourmis sur les feuilles et le calice.

Toute espèce de *Clerodendrum* développant avec le temps une tige ligneuse devient ainsi un myrmécophyte potentiel. Certaines espèces présentent un renflement caractéristique de myrmécophyte.

Vitex Linne

Le genre *Vitex* comprend 250 espèces tropicales et tempérées. Presque toutes ont des pseudonectaires et attirent donc les fourmis. Beaucoup d'espèces en Afrique dont des tiges creuses et des ouvertures circulaires aux nœuds et semblent ainsi être de véritables myrmécophiles car elles abritent toujours des fourmis. On ne connaît pas encore ce phénomène en Asie parmi les *Vitex* pourtant communs dans les clairières de forêt.

Les *Vitex* sont des arbres ou de petits arbustes aux branches glabres ou poilues. Il y a aussi des plantes grimpantes parmi eux. Les *Vitex* diffèrent surtout des *Clerodendrum* par la structure du fruit et par les feuilles généralement digitées et caractéristiques. Les feuilles sont simples chez tous les *Clerodendrum*.

Bequaert (1922) décrit deux espèces myrmécophiles : *Vitex thysiflora* J.G. Baker (= *staudtii* Gürke) et *V. gaundensis* Gürke du Zaïre. Schnell (1966) décrit des espèces à entre-nœuds creux et à pores, très vraisemblablement myrmécophiles : *V. grandiflora* Gürke, *V. thysiflora* J.G. Baker, et *V. gaundensis* Gürke. Il y en a probablement d'autres. *Vitex thysiflora* Gürke a un hôte particulier, obligatoire, la fourmi *Viticicola tessmanni* (Stitz). La plante est grimpante jusqu'à 10 m de hauteur. Les fourmis sortent et attaquent dès que la plante est touchée. Les tiges sont creuses et sans renflements. *Vitex thysiflora* pousse dans les lieux humides le long des cours d'eau au Zaïre. Les ouvertures d'accès aux cavités existent par paires aux nœuds entre les points d'insertion des feuilles. Ces ouvertures ont la forme d'un cratère au sommet d'une faible élévation produite par un anneau de sclérenchyme. La situation des points d'entrée rappelle un peu ceux du *Cecropia adenopus*, mais ces derniers sont percés au dessus des axes des feuilles. Cependant les fourmis détectent le point d'entrée des *Cecropia* grâce au prostoma ou point de moindre résistance qu'elles percent légèrement. Comment les fourmis détectent-elles le point le plus faible à percer reste un mystère. Les nœuds ne constituent pas un obstacle et toutes les cavités correspondent. Les fourmilières des *Vitex* sont polygynes avec aussi des femelles ergatoides. Ces fourmilières se constituent par pléoméiose secondaire ou fusion ultérieure de plusieurs colonies isolées dans les diverses branches. La preuve de cette hypothèse a été apportée par Bequaert qui a étudié en détail un jeune spécimen de *Vitex*. Les fourmis probablement nettoient le tissu médullaire tout en gardant un anneau aux entre-nœuds sans doute pour maintenir le couvain. Il est aussi probable que la moelle se désagrége d'elle-même comme dans tant d'autres myrmécophytes. Il y a aussi de petits trous percés par les fourmis dans les parois dont la raison n'est pas connue, mais il est possible que ce soit en relation avec les Coccides. Cependant ces trous ne semblent pas recéler de Coccides et ils n'ont rien à voir avec les ouvertures normales.

Il semble que la fourmi trouve toute sa nourriture sur la plante soit animale, soit végétale (spores, hyphae, moelle, tissus végétaux divers). Cette fourmi est extrêmement vicieuse et défend féroceement sa plante ce qui n'empêche pas d'ailleurs les galles de se développer comme chez toutes les Verbénacées. La piqure de la fourmi est très douloureuse.

Schnell indique que la symétrie des pores d'accès chez *V. agelaifolia* Mildbraed est si parfaite que par l'un des pores on peut apercevoir le pore opposé. Ces pores sont entourés d'un bourrelet cicatriciel et sont d'un nœud au suivant décalés de 90°. Schnell confirme l'information de Bequaert sur ces puits forés jusqu'en dessous de l'écorce (jusqu'à 25 par entre-nœud) dont la raison exacte reste inexpliquée.

Vitex gaundensis est aussi habitée par *Viticola tessmanni*. C'est aussi une plante des lieux humides.

D'après ce que nous venons de voir, *Clerodendrum* est souvent myrmécophile en Afrique et en Asie, mais *Vitex* semble être myrmécophile seulement en Afrique. Cela tient peut-être à ce que beaucoup de *Vitex* africains sont des plantes de marécages et en Asie ils constituent surtout des arbustes de bords de chemins et de clairières de forêt.

Les *Vitex* semblent beaucoup plus myrmécophiles que les *Clerodendrum* en ce sens que leur fourmi *Viticola* semble être une exclusive de la plante.

La structure régulière des pores, paires et opposés et en rotation de 90° d'un nœud à l'autre est un caractère adaptatif remarquable et comparable aux prostoma des *Cecropia* américains. Il semble qu'après les études anatomiques de Bailey (1922) que l'emplacement opposé aux feuilles est plus mince et se trouve décalé d'un nœud à l'autre à cause de l'alternance des feuilles (disposition décussée, Schnell, 1966).

9. SAPOTACEES

Delpyodora macrophylla Pierre, un arbuste du Gabon, est cité par Schnell comme étant un myrmécophylle probable. Les feuilles sont munies à la base d'oreillettes en cornet qui pourraient abriter des fourmis. Ce caractère est commun à beaucoup de myrmécophiles. Le genre *Delpyodora* ne comprend que deux espèces en Afrique occidentale.

10. NAUCLEACEES

Cette petite famille fait un peu le passage entre les Rubiacées et les Combrétacées. Elle comprend 10 genres et 200 espèces, tous tropicaux et placés autrefois parmi les Rubiacées.

Uncaria Schreber

Ce genre comprend 60 espèces tropicales (Asie, Amérique et Afrique). Il s'agit de plantes grimpantes qui s'attachent au support par des crochets. Après accrochage, les tiges s'élargissent et deviennent ligneuses. Une espèce malaise (*U. gambir* (Hunter)) constitue une source de tannin. Le genre est très voisin du genre indo-malais *Nauclea* qui est également myrmécophile.

Uncaria africana G. Don est une espèce distribuée le long de la forêt humide. Il s'agit d'un arbuste lianescent assez commun. Wildeman (1919) le désigne sous le nom de *var. myrmecophyta* Nob. C'est dans l'entre-nœud inférieur des rameaux latéraux qui est renflé et creux que logent les fourmis. Cette cavité est en continuité avec une cavité occupant la partie supérieure de l'entre-nœud de la tige principale. La tige vers le nœud est toujours légèrement épaissie. La cavité de l'entre-nœud de la tige principale est relativement réduite, longuement elliptique et se termine en pointe allongée par le bas. Le renflement des tiges est accentué dans les rameaux et Wildeman décrit la myrmécodomatie comme mesurant 5 à 6 cm de long sur 10 à 20 mm de large. Au dessus de la myrmécodomatie, le rameau est brusquement rétréci et n'atteint plus que la largeur normale qui est de 3 à 5 mm de diamètre.

Les pores de pénétration, réguliers, arrondis, existent en plus ou moins grand nombre dans les parois de la domatie des rameaux latéraux, mais ne semblent pas

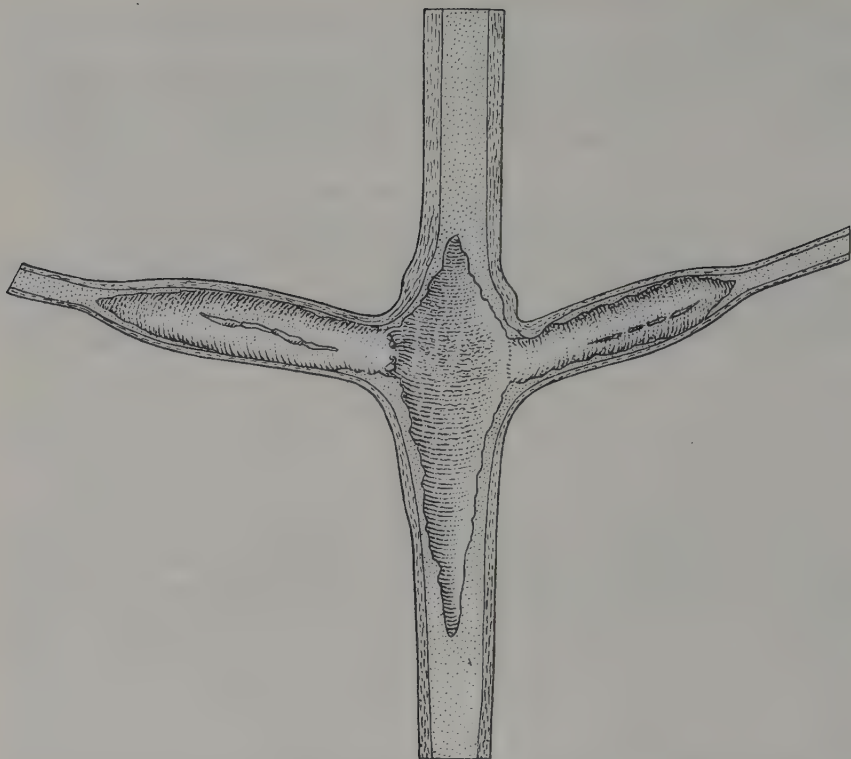


Fig. 28 — *Uncaria africana* G. Don. Section longitudinale à un nœud, montrant trois cavités communicantes. L'ouverture n'est pas figurée. Zaire (d'après Bequaert, 1922).

avoir de position bien définie. Les fourmis élèvent des Coccides à l'intérieur des cavités.

D'après Wildeman, les crochets sont anatomiquement des bourgeons axillaires transformés. Si les branches terminales sont seules récoltées comme dans les herbiers, on ne peut voir le caractère myrmécophile de la plante.

Les fourmis qui habitent cette plante sont des *Crematogaster*, *C. excisa andrei* (Forel). Bequaert a trouvé dans une domatie, reine, ouvrières et couvain, ainsi que de nombreuses Coccides. Les Coccides étaient toujours logés dans les renflements latéraux et fixés au fond de deux rainures de la paroi souvent ouvertes à l'extérieur par des fentes. Ces dépressions sont très probablement creusées par les fourmis elles-mêmes et les Coccides puisent pour leur nourriture dans le tissu interne.

D'après Bequaert, les cavités se forment d'elles-mêmes par dessiccation de la moelle et sans intervention des fourmis.

Il existe quatre variétés d'*U. africana*, et seule la variété *myrmecophyta* de Wildeman serait myrmécophile. Cela reste à vérifier. Tout dépend de la partie de la plante récoltée par les botanistes car les rameaux fleuris ne sont pas creux.

Nauclea Linne (= *Sarcocephalus* Afzelius).

Parfois scindé en un genre séparé le genre *Sarcocephalus*, le genre *Nauclea* comprend 35 espèces en tout (Afrique, Asie, Polynésie) dont 6 espèces en Afrique

tropicale. Elles sont probablement toutes myrmécophiles, au moins en Afrique, mais Bequaert cite une espèce *Nauclea sambucinus* (Winterbottom) qui ne serait pas habitée par les fourmis. *Nauclea* appartient à la famille des Naucleaceae comme le précèdent mais la famille est étroitement apparentée aux Rubiacées.

Nauclea sp. de la forêt de l'Ituri au Zaïre est mentionnée par Bequaert. Il s'agit d'un grand arbuste de 4 à 8 m, aux feuilles opposées grandes et rouge violacé. Les myrmécodomaties consistent en de légers gonflements de la moitié supérieure ou des deux tiers de l'entre-nœud. Ce cylindre central est creusé en une cavité de 6 à 8 cm de long et de 5 à 7 cm de large. L'ouverture est située au dessus du nœud. La moelle sèche par elle-même avant l'arrivée des fourmis. Curieusement dans cette espèce, les entre-nœuds inférieurs du tronc et les branches restent remplis de moelle. Les fourmis appartiennent au genre *Crematogaster* et à l'espèce *C. africana winkleri*, une forme qui niche ailleurs et n'est en rien spéciale à la plante. Dans les cavités se rencontrent reine, ouvrières, couvain et Coccides, qui elles sont fixées sur les parois internes.

Nauclea vanderghuchtii (de Wildeman), arbre d'une quinzaine de mètres de hauteur, des forêts marécageuses de l'Afrique de l'Ouest est cité par Schnell. Là aussi la partie supérieure des entre-nœuds est souvent renflée et creuse et habitée par les fourmis. Il s'agit peut-être de la même espèce que la précédente.

II. RUBIACEES

Cette grande famille qui comprend 500 genres et 6000 espèces est probablement une des plus importantes familles de plantes. Elle est surtout tropicale mais quelques genres herbacés poussent dans les régions tempérées. Beaucoup d'espèces sont des arbres ou des arbustes, certaines sont herbacées ou épiphytes. Il y a beaucoup de myrmécophytes parmi les Rubiacées dans les Tropiques, mais aucun équivalent en Afrique des épiphytes indo-malais.

Rothmannia Thunberg.

Le genre comprend 20 espèces tropicales africaines. Il a été détaché par Mc Keay (1958) du genre *Randia*, lui-même voisin de *Gardenia*. Quelques espèces sont de réelles myrmécophytes.

Une espèce, *R. lujae* de Wildeman possède des acaradomaties sur la face inférieure du limbe foliaire le long des nervures. Ces acarodomaties sont creusées dans les tissus des nervures et s'ouvrent à l'extérieur par un pore circulaire (de Wildeman, 1904). *R. lujae* a aussi des renflements creux dans la partie inférieure des entre-nœuds avec une ou deux ouvertures dans la partie la plus large de l'enflure. *Rothmannia macrocarpa* Hiern. (= *myrmecophyta* de Wildeman) a aussi des renflements en fuseau dans la portion médiane de l'entre-nœud et s'étendant à la moitié de sa longueur. Ces renflements se retrouvent aussi dans les entre-nœuds des branches avec des ouvertures circulaires. Les cavités mesurent de 10 à 12 cm sur 6 à 7 mm de large.

Les fourmis appartiennent à l'espèce *Crematogaster rugosa* (André). Chaque cavité a sa propre fourmilière complète avec des Coccides. Des cloisons transversales sont construites par les fourmis. La fourmi *C. rugosa* est assez timide. Kohl a récolté dans des domaties de la même plante *Camponotus foraminosus* Forel et *Cataulacus weissi* Santschi.

Une troisième espèce citée par de Wildeman (1932), *Rothmannia whitefieldii* (Lindley) (= *eetveldeana* (de Wildeman & Durand) abrite les fourmis ni dans la tige, ni dans une poche foliaire, mais dans le calice libre, accrescent. Ce calice après fructification termine le fruit par une sorte d'ampoule atteignant 20 m de diamètre, couronnée elle-même par les lobes fibrillaires du sommet. Cette ampoule qui surmonte le fruit aménagée par les fourmis contient ces fourmis et des Coccides. Il ne

s'agit pas réellement de myrmécophilie, mais il est intéressant de voir un genre de Rubiacées qui peut avoir comme certaines Verbénacées une vocation myrmécophile sans doute grâce à ses pseudonectaires foliaires. De caulinaire, la myrmécophilie peut être foliaire ou même s'adapter à des structures particulières du fruit.

Gardenia Ellis

Genre très voisin du précédent et plus ou moins synonyme, 250 espèces paléotropicales sont connues et les stipules sécrètent souvent un fluide résineux.

Gardenia (= *Randia*) *physophylla* de Wildeman est différente des espèces précédentes car il n'y a pas d'enflures sur les branches et la tige n'est pas creuse et habitée par les fourmis. Cependant à la base du limbe, de chaque côté de la nervure médiane, il y a une évagination de taille variable, convexe sur la surface supérieure, ouverte en dessous. Cette enflure de la base de la feuille est assez variable et peut prendre l'allure de poche ressemblant ainsi à beaucoup d'autres myrmécophytes américains et africains. En dessous de la feuille, près de la nervure médiane, il y a un pseudonectaire qui sécrète des sucres. Des fourmis fréquentent ces poches : *Crematogaster africana laurenti* (Forel) var. *zeta* Forel, poches qui sont scellées par une tente de fibres végétales agglutinées. Souvent, il y a des Coccides.

En gros, cette plante n'est pas vraiment pleinement myrmécophile, la poche n'est qu'esquissée et complétée par les fourmis, mais il s'agit probablement d'un stade vers la formation de vraies poches telles celles du *Scaphopetalum*, *Cola* et des Mélastomatacées américaines. Rappelons que les fourmis construisent des tentes semblables sur les pseudonectaires des *Clerodendrum* et de beaucoup d'autres plantes.

Schnell (1966) figure les domaties à ourlets, simples replis latéraux, de la base du limbe. D'après cet auteur, cette structure paraît préfigurer celle de *Duroia saccifera*, une Rubiacée américaine pourvue de véritables poches à la base du limbe. Les structures bâties par les fourmis au dessus sont munies d'un pore.

Heinsia De Candolle

Le genre appartient bien aux Rubiacées avec 10 espèces d'Afrique tropicale. Seulement, d'après Schnell et al., l'espèce *Epitaberna myrmoeicia* K. Schumann est en réalité une *Heinsia* et non une Apocynacée comme le croyait Schumann (1903).

Heinsia myrmoeicia K. Schumann est distribué du Sud Cameroun à la Guinée et présente dans ses renflements caulinaires le grand *Pachysima aethiops* (F. Smith) (= *P. spininoda* André) en commun avec les *Barteria* (Stitz, 1913). Les tribus du Sud Cameroun utilisaient les branches de cet arbre durant les initiations à cause de la piqure cuisante de ces fourmis. Schnell qui a examiné un spécimen du Cameroun n'a pu trouver de renflements creux dans la partie conservée en herbier. Notons aussi que chez *H. myrmoeicia* des fourmis se sont également installées dans la fleur.

Canthium Lamarck (= *Plectronia* Linne)

Le genre comprend 200 espèces paléotropicales, certaines avec des épines axillaires. Il s'agit d'arbres ou d'arbustes, souvent grimpants, et dont certains sont myrmécophiles : *Canthium connata* de Wildeman & Durand, *C. laurentii* de Wildeman, *C. subcordatum* De Candolle, (= *C. glabriflora* K. Schumann), plus trois espèces indéterminées par Bequaert (1922). Toutes ces espèces présentent des renflements caulinaires à fourmis. Schnell a ajouté *C. setosum* Hiern, plus une espèce indéterminée. Chez *C. subcordatum* D.C. étudié par Schnell, les rameaux ont une section quadrangulaire et sont parfois renflés au dessus de chaque nœud et creux. Cette structure préexiste à la colonisation par les fourmis et résulte d'un dessèchement de la moelle. Les pores paraissent creusés par les fourmis à l'aiselle des rameaux latéraux. Il y a des Cochenilles à l'intérieur de la cavité.

D'autres espèces n'ont pas de renflements mais seulement une tige creuse et des pores avec un bourrelet cicatriciel. Une certaine homogénéité se rencontre chez les *Canthium* myrmécophiles (rameaux creux, ouvertures nodales) malgré la variabilité des renflements.

Crematogaster africana ssp. *laurenti* et ssp. *winkleri* (Forel) et diverses variétés habitent le tronc et les branches latérales de *Canthium laurentii*. La figure de Bequaert montre l'aspect carré des branches qui au moins dans les stades jeunes présentent quatre sillons longitudinaux interrompus par les nœuds. Chaque domatium contient une colonie complète de fourmis avec reine, ouvrières et couvain. La Coccide a été décrite comme *Hemilecanium recurvatum*.

En dehors des *Crematogaster*, il a été trouvé chez *C. laurentii* une fois *Tetramorium aculeatum*, probablement par accident, mais aussi dans d'autres domaties de *Canthium* : *Cataulacus traegaardhi plectroniae* Wheeler et *Engramma kohli* Forel. Cette dernière espèce a été rencontrée également sur d'autres plantes dont des Sterculiacées, *Cola* et *Scaphopetalum*.

Cuviera De Candolle

Le genre *Cuviera* comprend 14 espèces tropicales africaines. Certaines espèces sinon toutes sont myrmécophiles avec des gonflements creux de la tige au dessus des nœuds. Il est difficile de démêler les synonymies des *Cuviera* car Bequaert cite une quinzaine de myrmécophiles et Schnell huit seulement en provenance des herbiers du Museum.

Les structures myrmécophytes des *Cuviera* sont homogènes et le caractère a une valeur générique. Ces caractères sont les suivants d'après Schnell :

Renflement de la base de l'entre-nœud.

Une ou plusieurs ouvertures circulaires à bourrelet au dessus de l'insertion des feuilles.

Tige pleine de part et d'autre de la cavité.

Renflements généralement avec fourmis.

La présence de renflements non percés, c'est-à-dire sans fourmis, montre la préadaptation du phénomène à la myrmécophilie. Ces renflements sont déjà creux. Des constructions faites par les fourmis se trouvent éventuellement sur les renflement sans doute à l'emplacement d'un pore.

Bequaert cite les fourmis suivantes des *Cuviera* du Zaïre : *Crematogaster africana* (Mayr), *C. africana laurentii* (Forel), *C. africana winkleri* (Forel), *Cataulacus pilosus* Santschi, *Technomyrmex hypoclinoideus* Santschi, *Engramma denticulatum* Wheeler, *Tetramorium meressei* Forel, *Crematogaster excisa andrei* (Forel), *Crematogaster impressipes frontalis* Santschi. A noter que chaque boursofflure d'entre-nœud abrite souvent une colonie complète de *Crematogaster*. Il n'y a pas de fusion ultérieure de communautés, donc pas de pléomérose. Des *Crematogaster* proches vivent sur *Barteria*. Elles sont généralement timides et peu agressives.

Grumilea Guertner (= *Psyghotria* Linne)

Environ 700 espèces tropicales. Un spécimen cité par Bequaert comme étant *G. venosa* Hiern est un arbuste de 2m habité par des fourmis noires. Par la suite, de Wildeman a rectifié l'identification du myrmécophyte en *Grumilea refractistipula* de Wildeman. La plante serait la même que l'*Uragoga* sp. décrite par Bequaert. Selon ce dernier auteur, à chaque nœud il y a entre les points d'attachement des feuilles deux stipules persistants occupant la largeur entière de la tige. Ils sont enflés, convexes et le bord libre est recourbé à l'intérieur, le tout formant une poche renversée ouverte en dessous. Des Coccides sont communs à l'intérieur avec les fourmis *Crematogaster obstinata* (Santschi). Celles-ci construisent une tente de matériel végétal au dessus de l'ouverture inférieure des stipules. D'après Bequaert il ne s'agirait pas de véritable



Fig. 29 — Distribution des *Cuviera*, genre myrmécophile en Afrique (d'après Bequaert, 1922).

domatie mais de « pavillons » secondaires pour loger les Coccides. Ce cas est en partie comparable seulement avec les poches stipulaires de *Macaranga saccifera*.

Bertiera Aublet

Trente espèces de *Bertiera* ont été décrites d'Amérique et d'Afrique tropicales. Schnell mentionne, d'après Hallé (1963), que les entre-nœuds supérieurs de *B. simplicicaulis* Hallé sont engainés de terre et de débris terreux, les vieilles stipules étant souvent percées. Les débris abritent les fourmis mais aussi des Psoques, des Myriapodes, et même éventuellement des lombrics. A ce niveau, l'épiderme de la tige est rongé et il pousse des racines qui naissent des entrenœuds à l'intérieur des stipules. Il ne s'agit donc pas de véritables myrmécodomaties mais de simples constructions de fourmis, directement comparables aux couloirs bâtis par les termites. Généralement ces abris protègent des pseudonectaires ou des Coccides.

Vanguerlopsis Robyns

Ce genre comprend 18 espèces tropicales africaines. Schnell a été le premier à signaler la myrmécophilie de ce genre. Comme dans les cas précédents, la myrmécophilie est caulinaire avec des renflements de la base des entre-nœuds et des ouvertures circulaires à bourrelets cicatriciels.

CONCLUSION

Les plantes africaines revues ici présentent pratiquement tous les types de myrmécophilie, caulinaires, foliaires et stipulaires. Seul le type pseudobulbe ou axe hypocotylé manque. Les travaux de Schnell ont étayé les recherches précédentes et Janzen a pu prouver récemment l'utilité de certaines de ces structures pour la plante et pour la fourmi (*Acacia*, *Barteria*). Pour d'autres, les fourmis telles que les *Crematogaster* qui ne sont que des hôtes facultatifs sont timides et peu agressives, au moins pour certaines. Il ne peut donc être établi de loi absolue quant à l'efficacité de l'association.

Beaucoup de plantes attirent les fourmis ayant des pseudonectaires ce qui peut parfois montrer une réelle vocation myrmécophile, mais les véritables myrmécophytes abritent les fourmis et, éventuellement les nourrissent. Evidemment, il n'y a pas en Afrique de structures aussi parfaites que les axes hypocotyles des Rubiacées épiphytes d'Asie ou des corps nourriciers équivalents aux corps beltiens, mülleriens ou beccariens, mais on doit dire que la biologie de ces plantes est malgré tout peu connue, étudiée en herbier, et que des surprises peuvent nous être réservées dans l'avenir. Il est très probable que certains myrmécophytes nourrissent aussi leurs fourmis par la moelle, les sécrétions sucrées, les perlules et des organes analogues aux corps nourriciers et encore à découvrir.

Ne sont pas myrmécophiles comme le souligne Schnell, le calice aménagé de *Rothmannia*, les structures terreuses des *Bertiera*, la corolle aménagée de *Heinsia*, les bractées de Rubiacées diverses, les constructions tissées au dessus des glandes foliaires d'*Alchornea*. Il est évident aussi que la découverte sur échantillons d'herbier de structures en fuseau caulinaires non percées montre la nature préformée de ces structures avant toute intervention de fourmis, ce dont personne ne doute plus à l'heure actuelle.

En Afrique, comme l'a déjà souligné Schnell (1966), les formations caulinaires existent chez les Passifloracées, Légumineuses, Rubiacées et Verbénacées et ces cavités peuvent être nodales, internodales ou simultanément nodales et internodales, c'est-à-dire continues le long de la tige. Les orifices d'entrée sans doute percés par les fourmis aux points de moindre résistance peuvent être soit uniques par nœud, soit plus ou moins nombreux. Le rameau peut être creux sans modification extérieure (*Vitex*, *Clerodendrum*), soit plus ou moins renflé au niveau des cavités (*Schotia*, *Barteria*, *Nauclea*, *Uncaria*, *Vangueriopsis*, *Rothmannia*). Ces divers types de tiges ont été remarquablement figurées dans Schnell (1966).

Les myrmécodomaties foliaires se présentent sous forme de poches à la base du limbe, paires ou impaires, ou sous forme de replis basaux comme pour les *Gardenia*. Les stipules de *Macaranga saccifera* représentent un autre type de domatie qui se développe avant l'occupation par les fourmis.

Schnell souligne l'origine préformée de ces poches basales du limbe chez *Cola marsupium* et *Scaphopetalum thonneri*.

Nous verrons plus loin que selon la théorie de Schnell les myrmécodomaties foliaires semblent être plus ou moins liées aux acarodomaties (*Cola*). Les acarodomaties sont aussi fréquentes chez certaines Rubiacées (*Rothmannia*), mais cette plante est aussi à domatie caulinaire.

Juste une remarque à propos du genre *Ocotea* une Lauracée surtout américaine mais aussi un peu représentée en Afrique. On ne sait pas exactement si *Ocotea bullata* E. Meyer de la région côtière du Natal et du Cap en Afrique du Sud est habitée par les fourmis. Cette espèce produit un bois excellent (stinkwood) et une écorce utilisée pour le tannage. Chez cette espèce des poches foliaires existent comme chez certaines espèces américaines. Ces poches ont de grands trous avec des orifices ciliés sur la face inférieure de la feuille et ces trous correspondent à de grands tubercules creux sur la face supérieure. On ne sait pas s'il s'agit d'acarodomaties ou de myrmécodomaties.

En définitive, bien que moins spectaculaires que ce que l'on connaît d'Amérique et d'Asie, les myrmécophytes africains offrent une large gamme de plantes à fourmis

où l'association est parfois lâche, mais aussi parfois forte et obligatoire (*Barteria*). Pour ce dernier genre, au moins, on peut parler de coévolution plante/fourmis (Janzen, 1972) et on peut se demander si l'arbre ne produit pas outre les sucres des corps nourriciers ou tout au moins un substitut. Là encore de plus amples observations sont nécessaires.

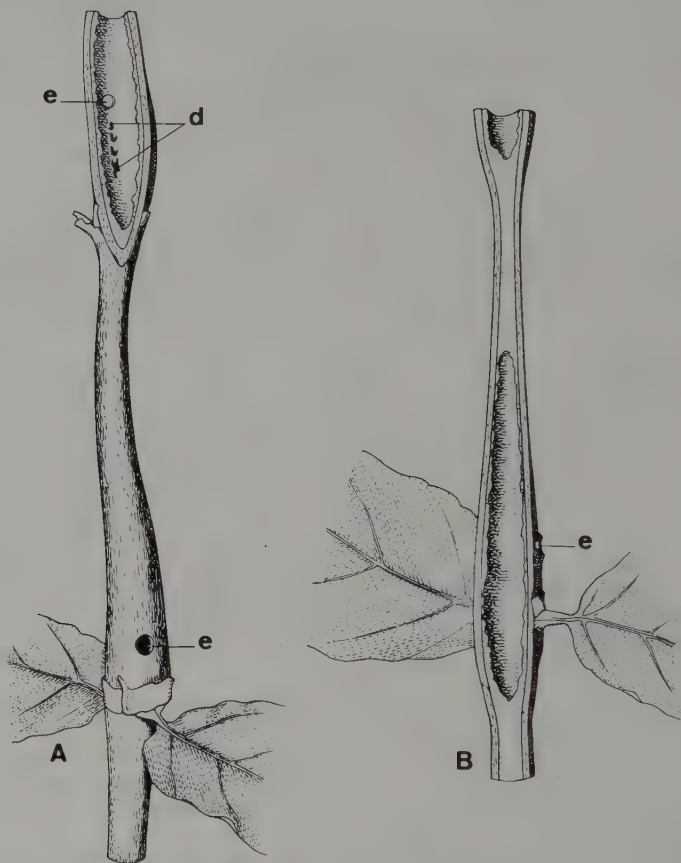


Fig. 30 — *Cuviera* sp. A : Portion de branche donnant une vue externe d'une domatie. B : Section longitudinale d'une domatie. e : ouverture rongée (?) par les fourmis ; d : trous occupés par les *Coccides*. Zaïre (d'après Bequaert, 1922).

CHAPITRE 8

LES PLANTES D'ASIE TROPICALE ET D'OCÉANIE

Il est probable que c'est en Asie que l'on observe la plus grande luxuriance d'espèces myrmécophiles. Ces plantes ont été étudiées par de nombreux botanistes après Rumphius (1750), tels les Hollandais Treub (1882-1888), Dokters van Leuween (1913-1929) et tant d'autres dont les noms apparaîtront par la suite. Récemment, Camilla Huxley (1976-1982) a réétudié les *Myrmecodia*, les *Hydnophytum* et d'autres épiphytes à fourmis.

Les principales familles de myrmécophytes du Sud Est Asiatique et d'Océanie, car la répartition de ces plantes s'étend jusqu'au Queensland et aux îles Fidji, sont les suivantes :

1. PTERIDOPHYTES : POLYPODIACEES

Phymatodes (= *Polypodium* pro parte), *Lecanopteris*, *Drynaria*, *Aglaomorpha*

2. PALMEES. *Korthalsia*, *Calamus*, *Daemonorops*.

3. ORCHIDACEES. *Grammatophyllum*.

4. PIPERACEES. *Piper*.

5. MORACEES. *Ficus*.

6. ANNONACEES. *Goniothalamus*.

7. MYRISTICACEES. *Myristica*.

8. LAURACEES. *Actinodaphne*.

9. MONIMIACEES. *Kibara*, *Anthobembix*.

10. NEPENTHACEES. *Nepenthes*.

11. LEGUMINEUSES. *Humboldtia*.

12. MELIACEES. *Chisocheton*, *Aphanamixis*.

13. EUPHORBIACEES. *Endospermum*, *Macaranga*.

14. ACTINIDIACEES. *Saurauia*.

15. FLACOURTIACEES. *Gertrudia*.

16. THYMELAEACEES. *Wikstroemia*.

17. ANACARDIACEES. *Lannea*.

18. MELASTOMATACEES. *Pachycentria*, *Medinilla*.

19. POTALIACEES. *Fagraea*.

20. VERBENACEES. *Clerodendrum*.

21. SCROPHULARIACEES. *Wightia*.

22. GESNERIACEES. *Aeschynanthus*.

23. ASCLEPIADACEES. *Dischidia*, *Hoya*

24. NAUCLEACEAE. *Nauclea*, *Neonauclea*, *Myrmeconuclea*.

25. RUBIACEES. *Myrmecodia*, *Hydnophytum*, *Squamellaria*, *Myrmedoma*, *Myrmephytum*, *Psychotria*.

Toutes ces plantes n'ont pas le même degré de myrmécophilie, il s'en faut. Les Rubiacées épiphytes et le *Macaranga*, une Euphorbiacée, atteignent un degré

d'adaptation qui n'a guère d'équivalent ailleurs. D'autres genres, tels *Endospermum*, présentent surtout des domaties bien adaptées, d'autres tels les *Clerodendrum*, bien que généralement munis de pseudonectaires, ont des domaties qui ne sont que des tiges creuses habitées. Les domaties stipulaires sont adaptées ou non et beaucoup d'autres cas sont trop mal connus pour décider s'il s'agit réellement de cas de myrmécophytes ou de simples accidents. Les *Dischidia* nous montrent l'évolution du système bien qu'il n'y ait réellement pas d'intermédiaires entre les feuilles allongées, les feuilles plates, les feuilles accolées et l'urne à fourmis, simple ou double.

Nous reviendrons plus tard sur l'évolution et les théories de la myrmécophilie.

1. PTERIDOPHYTES : POLYPODIACEES

Il s'agit d'une famille cosmopolite comprenant actuellement environ 50 genres, qui dans les Tropiques sont pratiquement tous épiphytes. Depuis une cinquantaine d'années, beaucoup de genres ont été séparés de l'original genre *Polypodium*. Le rhizome est théoriquement dorso-ventral, couvert d'écailles peltées.

Phymatodes Presl (= *Polypodium* Linne pro parte)

Environ 60 espèces cosmopolites de l'Ancien Monde. Le genre *Polypodium* lui-même comprend actuellement 75 espèces environ. Les limites en ont assez floues.

Certaines espèces de *Polypodium* s. lat. ont des nectaires extra-floraux, notamment les espèces néotropicales suivantes : *P. myriolepis*, *P. pyrrolepis*, *P. rosei*, *P. sanctae-rosae*, *P. thyssanolepis* (Koptur & al., 1982) et attirent les fourmis.

Comme on l'a vu précédemment, les fougères à pseudonectaires sont fort nombreuses et appartiennent à beaucoup de genres différents : *Pteridium*, *Cyathea*, *Hemitelia*, *Angiopteris*, *Photinopteris*, *Platyterium*, *Drynaria*, *Holostachyum*, *Merinthosorus*, *Polybotrya*. Que les pseudonectaires soient communs chez les *Polypodium* sensu lato n'a rien de surprenant vu les associations de certaines de ces fougères avec les fourmis.

Les espèces suivantes en Asie tropicale sont myrmécophytes ; *P. sinuosa* (Wallich) J. Smith, *P. crustacea* (Copeland) Holttum, *P. lomarioides* Kuntze, *P. sarcopus* De Vriese & Teysmann, *P. imbricatum* Karsten, *P. leiurhizon* Wallich. Toutes ces espèces se rencontrent dans la région indo-malaise, mais certaines espèces sont localisées dans certaines îles. Ce sont des formes épiphytes avec des rhizomes rampants, cylindriques. Ces rhizomes sont épais et enflés sur le côté supérieur où les feuilles sont insérées sur des protubérances. Le côté inférieur est aplati et pressé sur le support. D'après Bequaert, le gonflement du rhizome est rempli à l'origine d'un tissu aquifère abondant qui se dessèche et produit des cavités sur toute sa longueur, cavités habitées par les fourmis. Ces dernières perceraient elles-mêmes les entrées. En réalité, la théorie « aquifère » des pseudotubercules ou bulbes, évoquée même pour les Rubiacées épiphytes est assez discutable.

L'espèce, *P. sinuosa* (Wallich), commune sur les arbres, le long des rivières, est habitée par *Technomyrmex albipes* (Smith), une fourmi assez ubiquiste, et par *Iridomyrmex myrmecodiae* Emery et *I. cordatus* (Smith), ces deux espèces faisant partie d'un complexe de variétés et, peut-être, synonymes d'après Taylor.

Phymatodes sinuosa croit souvent sur les mêmes branches que *Dischidia rafflesiana*. Il est répandu de Sumatra, la Malaisie et jusqu'aux Iles Salomon. Cette espèce a un rhizome assez plat, large d'un centimètre, couvert d'écailles rondes, se recouvrant les unes les autres, lui donnant un aspect de serpent. Le rhizome porte des frondes simples, à tiges courtes qui, fertiles, portent deux rangées de grandes sores arrondies et nues. Le rhizome est creux et habité. Comme dans beaucoup d'autres fougères à fourmis, les sporanges ont un corps gras et sont ainsi enlevées par ces

fourmis comme nourriture. Quand une feuille tombe, elle laisse un petit moignon avec une cicatrice. Les vieux rhizomes persistent pour une certaine période et les fourmis y restent jusqu'à ce qu'il pourrisse. Le rare *Phymatodes crustacea* a des écailles comme le précédent mais son rhizome est plus massif. Il se rencontre en Malaisie, Bornéo Sumatra et ses frondes sont plus grandes que celles de l'espèce précédente. Cette espèce est aussi très voisine de *Phymatodes lomarioides* (J. Smith) Kunze.

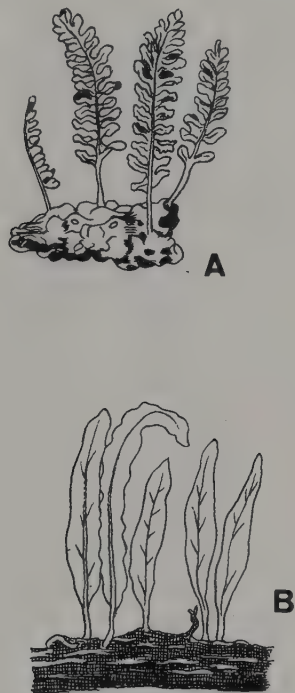


Fig. 31 — A : *Lecanopteris carnosa* (Polypodiacées), fougère épiphyte à rhizome creux et noueux, bourré de fourmis (d'après Merrill, 1946).

B : *Polypodium sinuosum* (Polypodiacées), fougère épiphyte à rhizome écailleux et creux abritant des fourmis (d'après Merrill, 1946).

Lecanopteris Reinwart

Au dessus de 1000m et jusqu'à 1600m environ, on trouve en montagne en Malaisie, Bornéo, la fougère *Lecanopteris carnosa* croissant sur la couronne des arbres. Elle rappelle par certains côtés le genre américain *Solenopteris*, classé lui aussi autrefois parmi les *Polypodium*. Cette fougère est aussi épiphyte et bien reconnaissable à ses énormes parties basales creuses et souvent atteignant plus de 30 cm de long. *L. carnosa* est une des plus remarquables et une des plus commune fougères de la région de montagne en Malaisie. Son rhizome crustacé se divise et couvre littéralement toutes les branches de la couronne de nombreux arbres. Les innombrables fourmis noires qui l'habitent font de l'arbre une fourmilière vivante. Une chose curieuse à propos de ce rhizome est qu'il assez mou, n'ayant aucune écaille de protection. Les parties jeunes sont vertes et les vieux éléments deviennent presque noirs. La fougère (Holltum, 1954) croît vers les sommets des branches des arbres, les

parties âgées meurent et pourrissent graduellement, de telle sorte que celles tombant sur le sol ressemblent plus à un champignon qu'à une fougère. Ces vieux morceaux durcis et noirâtres du rhizome ont longtemps constitué un puzzle pour les botanistes.

Notons ici que Holttum considère *Lecanopteris* comme un développement spécialisé de *Phymatodes*. Le genre *Lecanopteris* comprend ainsi cinq espèces de Malaisie. Il y a d'ailleurs une certaine confusion entre les genres *Myrmecophila* (Christ) Nakai (*Microsorium* Link), *Lecanopteris* Reinwart et *Phymatodes* Presl depuis le travail de Copeland (Genera Filic.) En réalité, les différences résident surtout dans les écailles, les sori et les lobes fertiles.

Les frondes de *Lecanopteris* sont pennées, les sporanges en petite coupes le long des bords des folioles. Les parois des sporanges contiennent des corps gras et sont emmenés par les fourmis. De cette façon les fourmis promènent les spores de *Lecanopteris* d'un arbre à l'autre et aident ainsi à la dissémination de la fougère. Il est évident qu'en échange du logement et de la nourriture, les fourmis fournissent des substances minérales et de l'azote à la plante. Dans la région malaise, le genre *Lecanopteris*, on l'a vu plus haut, est représenté par 4 ou 5 espèces étroitement apparentées, toutes épiphytes, avec un rhizome gonflé, tubérisiforme, caractéristique, traversé par un système de galeries habitées par les fourmis.

On a ainsi décrit : *L. depurioides* (Cesati) de Bornéo, *L. carnosa* Blume, de Malaisie, Java, Célèbes, Bornéo, Moluques, Philippines, *L. curtisii* Baker, de Sumatra, *L. macleayii* Baker de Java, *L. pumila* Blume de Malaisie. *L. carnosa* Blume (Yapp, 1902, Ridley, 1910, Shelford, 1916, Burck, 1884) est habitée par *Crematogaster yappii* (Forel) et *C. difformis* F. Smith. Ces fourmis qui vivent dans le rhizome y amènent de petites graines et quelques unes de ces graines croissent dans les crevasses entre les branches du rhizome en putrefaction sur l'écorce de l'arbre. Certainement ces rhizomes ont été enrichis en azote par les déjections des fourmis. Parmi les plantes qui croissent sur les vieilles souches de *Lecanopteris* se rencontrent souvent de petites Orchidées. Ces Orchidées du genre *Dendrochilium*, aux fleurs petites, verdâtres, aident par la suite d'autres plantes à se développer. C'est ainsi que la branche d'un arbre qui originellement portait seulement un *Lecanopteris* devient couverte d'un grand nombre d'épiphytes (Holttum, 1954). Il ne s'agit pas là exactement d'un jardin de fourmis tels que les a décrits Ule en Amazonie, car les fourmis sont abritées à l'intérieur du rhizome, mais tout au moins de quelque chose de semblable.

Une remarque, nulle part, je n'ai trouvé dans la littérature ancienne, de mention de racines internes à l'intérieur des rhizomes et, je n'ai jamais disséqué personnellement une de ces fougères. Il est possible qu'elles existent mais cela reste encore à vérifier.

Il y a cependant la mention récente de Jermy & al (1978) qui chez *Lecanopteris spinosa* Jermy & Walker signalent ces racines intérieures en provenance des racines extérieures et pénétrant dans les cavités. Selon ces auteurs, la présence des fourmis dans les chambres peut être un avantage en favorisant les échanges en CO₂. Ces auteurs pensent également que les fourmis peuvent consommer les spores et les jeunes sporanges, en tout cas les corps huileux qui leur sont associés. Rappelons que Janzen (1974) cite *Iridomyrmex myrmecodiae* dans *Lecanopteris sinuosa* à Sarawak.

Drynaria (Borg) J. Smith

D'après Bequaert, ces fougères épiphytes du genre *Drynaria* Borg ont été faussement incluses parmi les myrmécophytes. Le système est cependant voisin de celui des jardins de fourmis de l'Amazonie. Ces fougères sont remarquables parce qu'elles ont en plus des feuilles normales, d'autres qui sont sessiles, courtes, larges, divisées superficiellement, brunissant rapidement et pressées contre le support et le rhizome. Les feuilles normales sont longues avec une tige, vertes, stériles ou fertiles, profondément lobées ou pinnées. Les *Drynaria* ont des nectaires extrafloraux qui sont seulement actifs quand les frondes sont jeunes et qui excrètent des jus sucrés en petite

quantité. Les nectaires sont parfois près de la jonction de la nervure des lobes latéraux avec la nervure principale. Ce sont de grandes taches translucides. Chez *Drynaria rigidula* qui a des feuilles pinnées, le nectaire est situé sur la base de la tige. Parfois aussi le nectaire est situé sur une excroissance de la base de la feuille. Il y a aussi des nectaires le long du stipe. Des hydathodes sont aussi présents à la surface des feuilles.

L'humus s'accumule sous des feuilles accolées et est très rapidement envahi par des racines qui absorbent l'eau, les sels minéraux et les nitrates produits par les fourmis.

Très souvent les fourmis nichent dans cet humus, mais leur présence n'est en rien obligatoire et comme le souligne Goebel (1888) il ne s'agit pas de véritables myrmécodomaties. Il faut cependant noter l'analogie de ce système avec celui présenté par certains *Dischidia* dont les feuilles accolées entre elles ou contre la tige support abritent les fourmis.

Il y a environ 20 espèces de *Drynaria* dans la zone paléotropicale. Les feuilles sont toujours dimorphes, celles qui assimilent et portent les spores et les autres,

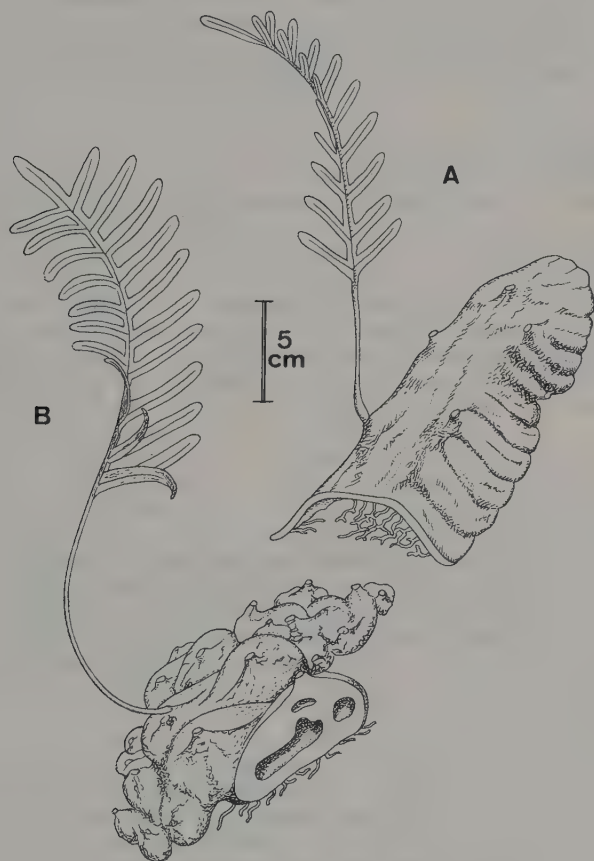


Fig. 32 — a : *Lecanopteris mirabilis*. Rhizome incurvé avec une simple fronde montrant les racines adventives dans la cavité sous le rhizome.

b : *Lecanopteris carnosa*. Rhizome coupé pour montrer les cavités, avec une seule fronde (d'après C. Huxley, 1980).

petites, collées au rhizome. Ces fougères sont bien connues en Asie car les rhizomes sont utilisés en médecine et les feuilles parfois mangées. *Drynaria fortunei* (Kuntze) est plus nordique (Chine, Taiwan).

Pheidole javana Mayr ssp. *jacobsoni* Forel, var. *taipingensis* Forel forme de petites colonies dans les cavités des racines d'une fougère épiphyte de Malaisie (Forel, 1913). La fourmi des *Drynaria* n'a pas été identifiée mais il s'agirait probablement d'un *Pheidole*.

A noter qu'une *Drynaria* (*D. laurentii* Christ) est une des fougères épiphytes les plus communes du bassin du Congo au Zaïre et montre toutes ces particularités. Probablement héberge-t-elle des fourmis ? mais il ne s'agirait là que d'un hémimymécophyte ou plutôt d'un pseudomyrmécophyte.

Drynaria quercifolia (Linne) est abondante dans la région orientale de l'Inde jusqu'à la Polynésie. Elle aussi abrite des fourmis.

Aglaomorpha Schott (= *Drynariopsis* (Copel) Ching)

Genre, semble-t-il, monospécifique bien que selon Copeland (1929) il comporterait 10 espèces. L'espèce *A. heraclea* (Kuntze) est répandue de la Malaisie aux Salomons et comme dans la précédente les grandes bases des feuilles protègent les racines et collectent l'humus. Elle pourrait abriter des fourmis mais le fait reste à vérifier.

Asplenium nidus-avis Linne

Cette espèce est épiphyte sur toute espèce d'arbre et paléotropicale. Elle est « vivipare » en ce sens qu'elle produit des jeunes plants sur ses feuilles par bourgeonnement. Elle forme à la base une rosette de feuilles où l'humus s'accumule et les racines se ramifient.

Dans ces racines, les fourmis prospèrent en Malaisie (Ridley, 1910) : *Odontomachus punctulatus* Fabricius et *Pheidole* sp. Il ne s'agit ici de rien de plus que l'occupation des racines d'une fougère, comme pour *Platycerium biforme* Blume, avec *Dolichoderus* sp. On voit là encore l'analogie avec les jardins suspendus américains en Asie.

2. PALMAE Jussieu

Les Palmiers comprennent approximativement 217 genres et beaucoup d'espèces, toutes tropicales ou subtropicales. La plupart des espèces connues sont néotropicales ou malaises. Peu d'espèces ont été associées aux fourmis et seulement parmi celles-ci les *Korthalsia* peuvent être considérés comme étant des myrmécophytes véritables, bien que le genre *Calamus* représente une étape vers cette évolution.

Korthalsia Blume.

Le genre comprend 35 espèces indo-malaises appelées aussi palmiers rattans ou palmiers grimpants. Le ligule des bases foliaires forme un bouclier fermé, étroitement enveloppant et dans quelques espèces (une section spéciale) cet organe est dilaté en un étui enflé, arrondi ou oblong, creux, appelé ocrea ou ochrea d'une texture de papier dur, souvent perforé et occupé par les fourmis du genre *Camponotus*. Emery en a fait un groupe spécial de *Camponotus* adapté à la vie dans les ocrea. Rappelons ici que la définition d'un ocrea est une structure en vase autour d'une tige, formée par les stipules ou les bases foliaires réunies. Pour certains auteurs, il ne semble pas qu'il y ait un tellement grand avantage pour

cette plante d'être protégée et la présence de fourmis ne semble pas absolument constante. En effet, l'apex et la jeune tige sont protégés par des étuis épineux qui n'arrêtent pas cependant les éléphants.

Les ocrea habités par les fourmis se situent seulement au sommet des tiges et plus tard ils tomberont. Ils ne se développent pas toujours dans les tiges en hauteur avec le « canopy » de la forêt mais ils sont surtout visibles sur les jeunes pousses dans la basse végétation (Corner, 1966). Voici une description imagée de la rencontre en forêt des rattans et de leurs fourmis (Corner, 1966, in Whitmore, 1973) :

« Nous nous arrêtons excités lors de notre première expédition à travers les clairières humides en dessous des *Dipterocarpus* et soudainement nous entendons un faible bruissement dans les arbres. Cela se produit à nouveau, puis s'arrête aussitôt. Nous pensons à des serpents, des guêpes, des abeilles et regardons autour de nous, mais nous ne pouvons discerner aucune source visible pour résoudre le mystère. Puis le bruit se répète à droite, à gauche, et de tous les côtés, comme une série de petits cliquetis à travers les buissons et le « canopy ». Un sentiment étrange nous étreint, ruisselants de sueur, et nous pensons être observés par une quantité d'observateurs invisibles. Mais où est le serpent alors que nous ne voyons que la tige rampante d'un vieux rattan ? Nous nous penchons avec soulagement pour examiner l'arbre, et, juste comme le son commence, une petite fourmi au trou d'un ocrea montre ses mandibules. Instantanément un bruissement vient de cette cavité pour être aussitôt repris par la cavité voisine et les suivantes le long de la tige dans les arbres. Nous nous tenons près d'un vieux tronc de *Korthalsia* et toutes ses tiges bruissent en même temps. La sentinelle a donc alerté les soldats et l'alarme a été ainsi transmise de poste à poste comme une sorte de relai pour repousser les envahisseurs jusqu'à la couronne des arbres. Nous soulevons la tige et immédiatement les fourmis en sortent et mordent féroceement ».

Ce récit imagé nous montre bien l'efficacité souvent mise en doute des arbres à fourmis. Les principaux herbivores, même les éléphants, doivent donc s'y prendre à deux fois avant d'attaquer ces pousses déjà protégées par des épines.

Divers *Korthalsia* sont habités par les fourmis (Beccari, 1884, Ridley, 1910, Shelford, 1916, Bequaert, 1922). *K. scaphigera* Martius de la région malaise fut trouvé par Beccari habité par *Camponotus hospes* Emery à Sumatra. A Bornéo, une autre espèce de *Camponotus* habite ce palmier. Les indigènes de Malaisie appellent cette plante « rotan semut » ou rattan à fourmis.

K. echinometra Beccari de la région malaise est habité à Sarawak par *Camponotus contractus* Mayr qui a comme les espèces précédentes creusé un trou d'entrée dans l'ocrea. Comme on l'a mentionné plus haut lorsqu'on passe près d'une plante on peut entendre les fourmis courir le long des parois le long de l'ochrea qui agit comme résonnateur. Emery a décrit *Camponotus contractus* var. *scortechinii* de spécimens récoltés à Perak et *Crematogaster difformis* F. Smith a été capturé de palmiers cultivés à Buitenzorg. Curieusement cette dernière fourmi « accidentelle » n'a pas percé un orifice comme le font toujours les *Camponotus*, mais pénètre dans l'ochrea le long de la légère dépression près du bord supérieur. *Camponotus contractus* var. *butesi* Forel de Kuala Lumpur a été trouvé aussi dans les ochrea de *K. echinometra*. Les ouvrières sont bruyantes la nuit (Forel, 1902).

Chez *K. angustifolia* Blume de Sumatra, Beccari a trouvé les ochrea percés et habités par *Camponotus korthalsiae* Emery (Beccari, 1884). Les espèces malaises *K. horrida* Beccari, *K. scortechinii* Beccari et *K. cheb* Beccari ont des ochrea percés et semblables à ceux des espèces précédentes mais les fourmis n'ont pas été identifiées.

Parfois une partie des ochrea seulement sont habités (Ridley, 1910) et quand les *Korthalsia* sont plantés dans le jardin botanique de Singapour une autre espèce de *Camponotus* les habite.

Certaines espèces de *Korthalsia*, tels *K. flagellifera* ne possèdent pas d'ochrea enflés et donc de fourmis. Ils ne semblent pas cependant être plus attaqués par les herbivores que les autres espèces, mais cette observation de Ridley a été faite dans un

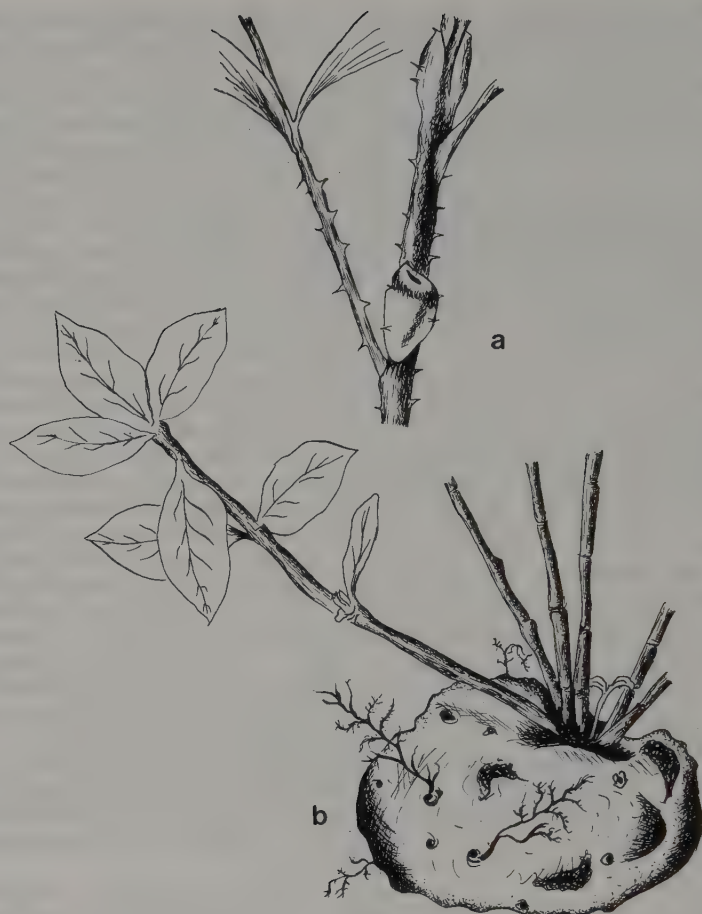


Fig. 33— Plantes myrmécophiles.

A : Tige de *Korthalsia* (palmiers lianes) montrant les ocrea enflés du sommet de chaque gaine foliaire (d'après Holtum).

B : *Hydnophytum* sp. (Rubiacees), montrant la tige enflée de la plante avec des racines et les trous par lesquels les fourmis pénètrent et sortent et les bases des tiges feuillées (d'après Jolivet, 1973).

jardin botanique. Il est possible aussi que ces plantes possèdent un autre moyen de défense tels les répulsifs chimiques comme les *Acacia* au Mexique.

Certaines chenilles de Lépidoptères, telles la verte *Erionota thrax* Linne (Hesperiidae) doivent leur immunité envers les *Camponotus* et même envers les *Oecophylla* à la fine poudre cireuse qui recouvre leur corps. Cette poudre les protège également de la pluie, mais la chenille dévore impunément les feuilles du palmier. Autrement peu d'insectes attaquent le *Korthalsia*.

Calamus Linne.

Le genre contient 375 espèces paléotropicales. La plupart sont des espèces grimpantes avec de redoutables épines d'accrochage diversement situées. La tige à

elle seule peut atteindre de 150 à 180 m de long. Ces plantes sont désagréables par les épines dans la forêt. Les tiges forment les cannes du rattan du commerce.

Chez *C. amplexans* Beccari de Bornéo les deux segments basaux des feuilles sont repliés en arrière et entourent la tige. Une cavité est ainsi formée et habitée par les fourmis (Beccari, 1884, Shelford, 1916).

Daemonorops Blume

Ce genre comprend 100 espèces indonésiennes. Ces rattans sont parfois habités par les fourmis qui nidifient dans le creux des spathes. Ces spathes sont des étuis rigides, dressés qui couvrent les inflorescences. Ils ne tombent pas avant que les fruits ne soient mûrs mais baillent juste assez pour exposer les fleurs qui sont sur un panicule dense et divisé. Ces fleurs qui sont nombreuses sont brunes et dures et fécondées par le vent, le pollen abondant étant soufflé en nuages s'échappant des spathes entrouverts.

Chez *D. jenkinsianus* Martius de Malaisie, par exemple, les spathes floraux sont habités par un *Camponotus*, voisin de *C. mitis* (F. Smith) (Ridley, 1910). Le nid est très simple, consistant en quelques parois de terre entre l'inflorescence et le spathe et un petit nombre de larves et de cocons, plus quelques Coccides gardées par les ouvrières.

Chez quelques espèces malaises de *Daemonorops* une paire de plaques épineuses adjacentes s'entrecroisent en peigne pour former un court tunnel circulaire. De petites fourmis s'y installent et y nidifient, apportant quelquefois avec elles une quantité du duvet qui décore les palmiers. Les fourmis protègent théoriquement l'arbre contre les phytophages, et semble-t-il efficacement (Whitmore, 1973).

3. ORCHIDACEES

En principe, la famille la plus évoluée des Monocotylédones, avec 735 genres et plus de 17000 espèces. Les hybrides sont nombreux et la famille encore en pleine évolution.

Grammatophyllum Blume

Le genre comprend 10 espèces épiphytes de la Malaisie à la Polynésie. La myrmécophilie est loin d'être parfaite chez certaines espèces dont *G. speciosum* Blume qui occasionnellement présente des galeries occupées par les fourmis dans le pseudobulbe élargi à la base. *G. speciosum* est la plus grande Orchidée connue car la tige atteint 4 m environ. Cette espèce croît souvent dans la couronne des arbres très haut au dessus du sol. Les pseudobulbes pendent en courbes gracieuses. Les racines sont minces, dures et divisées et croissent dans tous les sens. Les feuilles mortes et autres débris s'accumulent dans la masse des racines et absorbent l'eau de pluie. Grâce à la pourriture de ces amas et aussi grâce aux déchets des fourmis, la plante trouve son azote et ses éléments nourriciers. *G. generosum* se rencontre en Malaisie dans les régions basses, souvent sur les arbres le long des cours d'eau.

4. PIPERACEES

Seulement 4 genres et 2000 espèces composent cette famille, mais les espèces appartiennent presque toutes au genre *Piper*.

Piper Linne.

La plupart de ces *Piper* sont des arbustes grimpants (poivriers). Le poivrier est surtout cultivé en Malaisie.

La myrmécophilie de certaines espèces est à révéfier mais des adaptations des feuilles en abris à fourmis ont été citées chez *Piper myrmecophilum* C. de Candolle des Philippines.

On sait déjà que *Piper conocladum* de Costa Rica et deux autres espèces présentent sur leur pétiole des corps nourriciers à protéines et à lipides récoltés et consommés par les fourmis (Risch & Rickson, 1981). La production semble liée à la présence de fourmis (voir chapitre 5 et 6). Ces *Piper* logent aussi les fourmis dans le pétiole et dans la tige.

5. MORACEES

Les 53 genres et les 400 espèces de cette famille sont surtout tropicales. La plupart sont des arbres ou des arbustes avec du latex ce qui constitue une bonne protection naturelle contre les herbivores.

Ficus Linne

Le genre comprend 800 espèces principalement indo-malaises et polynésiennes, d'habitus variés : arbres, arbustes, lianes, épiphytes. Beaucoup d'espèces portent les fleurs sur les vieilles parties de la tige (cauliflorie). D'autres sont géocarpiques, fructifient sur des stolons souterrains jusqu'à 10 m de la base du tronc, les figues enterrées à 10 cm dans le sol (Corner, 1952).

Ficus inaequalis Ridley des Célèbes serait un myrmécophyte (domaties caulinaires) d'après Schimper (1898) et Ridley (1910), de même que *Ficus subinflata* Warburg d'Australie aurait ses entre-nœuds habités par les fourmis.

Chez les *Ficus*, il y a toujours danger de confondre des galles sur tige habitées secondairement par les fourmis et de réelles domaties. Les faits cités ci-dessus sont à révéfier. Nous nous souvenons d'un *Ficus* observé près d'une cascade dans les environs de Dalat, Sud Vietnam, dont les tiges supérieures étaient habitées par les fourmis. Ces pseudo-domaties étaient d'anciennes galles caulinaires habitées. Voici ce qu'écrivait Ridley (1910) : « Quand le Professeur Schimper s'arrêta à Singapour, nous trouvâmes sur un arbre, *Ficus inaequalis*, originaire de Célèbes, cultivé dans le jardin botanique, un certain nombre de branches qui étaient enflées juste en dessous des nœuds et partiellement fendues et creusées. Elles étaient habitées par des fourmis. Une branche de ce figuier est figurée dans Pflanzengeographie, pl.83, comme exemple de myrmécophilie. J'ai ensuite constamment examiné cet arbre et d'autres dans le jardin, mais les enflures avaient disparu. Les branches étaient, je le pense, enflées par quelque maladie ou anomalie de croissance et fendues au cours du développement. Les parties de tronc ainsi formées étaient par la suite occupées par les fourmis. » En gros, toutes les pseudodomaties des *Ficus* se ressemblent et semblent toutes artificielles.

6. ANNONACEES

Famille de 120 genres et de 2100 espèces qui présentent parfois des pseudonectaires ou des exsudations sucrées sur les fruits qui attirent les fourmis (*Annona*), mais ne sont jamais des vraies myrmécophytes. Surtout tropicales, les Annonacées sont surtout distribuées dans l'Ancien Monde. Un genre qui a déjà été cité au chapitre 5, le genre *Goniothalamus* cauliflore comme beaucoup de *Ficus* mérite cependant une attention spéciale.

Goniothalamus J.D. Hooker & Thomson

115 Annonacées indo-malaises composent ce genre. Parmi ces espèces, certains notamment *G. ridleyi* King produisent leurs fleurs en masse à la base du tronc de l'arbre. Ces fleurs sont presque invariablement couvertes par un nid de petites fourmis noires qui accumulent la terre tout autour de telle sorte que ces fleurs sont totalement cachées. Les fleurs sont donc inaccessibles aux abeilles et aux papillons et pourtant elles fructifient régulièrement. Les fleurs qui sont plus hautes et non couvertes par les fourmis sont envahies par un essaim de pollinisateurs. Le rôle des fourmis est donc de polliniser ces plantes car les fourmis recouvrent les boutons avant leur épanouissement.

Ridley (1910) y voit une modification de la localisation de ces fleurs pour en favoriser la fécondation par les fourmis. Coévolution ? il est difficile de dire, car il n'y a pas réellement symbiose, bien que les fourmis puisent au nectar des fleurs enterrées.

7. MYRISTICACEES

Les Myristicacées comprennent 18 genres et 300 espèces tropicales, spécialement asiatiques. Un genre est cité comme abritant des fourmis, le genre *Myristica*.

Myristica Gronovius

Les 120 espèces paléotropicales de ce genre sont des arbres aux feuilles persistantes. La noix muscade est contenue dans une baie. Elle est entourée d'une arille rouge. Chez deux espèces apparentées de Nouvelle Guinée, les entre nœuds sont par endroits enflés et creux. Ces enflures sont réparties irrégulièrement le long des branches et leurs cavités internes ne communiquent pas. Ces cavités sont habitées par les fourmis qui semblent percer les entrées souvent en fentes et placées sur le côté en face de la feuille du nœud inférieur. Warburg (1897) a étudié l'histologie de ces boursouflures et conclut qu'elles ne sont probablement pas héréditaires mais produites par l'« irritation » des fourmis. Il les considère simplement comme des galles à fourmis et non comme des myrmécodomaties. Il n'y a cependant comme le fait remarquer Bequaert (1922) aucune preuve que les fourmis puissent produire ces enflures et on sait le peu de crédit qu'il faut attribuer à la théorie dite cécidogène des myrmécodomaties, théorie alors fort en vogue.

Myristica subalulata Miquel (= *M. myrmecophila* Beccari) est une espèce qui a été étudiée par Beccari (1884) et Warburg (1892-1897). Il y a des fourmis et des cochenilles dans les parties intérieures des boursouflures et les cochenilles sont fixées à l'intérieur des parois.

M. heterophylla K. Schumann. Les boursouflures des branches sont habitées par des fourmis (K. Schumann, 1890, Warburg, 1897). *M. euryocarpa* Warburg. Cette espèce serait aussi habitée par les fourmis d'après Bequaert (1922).

La question reste posée de savoir si ces *Myristica* sont de réelles myrmécophytes. Il semble bien que oui et elles montrent beaucoup d'analogies avec les *Endospermum*, par exemple.

8. LAURACEES

Cette famille de 32 genres et de 2000 à 2500 espèces tropicales et subtropicales ne semblent guère comporter de véritables myrmécophytes.

Cependant, un genre, *Actinodaphne* Nees avec 60-70 espèces indo-malaises,

semble comporter au moins une espèce avec des stipules modifiés abritant les fourmis. (Schimper, 1898). Le fait peu connu est à révéfier.

9. MONIMIACEES

Cette famille comporte 20 genres et 150 espèces, surtout tropicales, dans les régions océaniques. Cette famille, souvent aromatique, est apparentée à la famille précédente.

Kibara Endlicher

Le genre comprend 37 espèces des Nicobar à la Malaisie et à l'Australie.

K. formicarum Beccari a été décrit de Nouvelle Guinée. Les branches sont creuses et enflées dans les entre-nœuds juste en dessous de l'insertion des feuilles. Les fourmis vivent à l'intérieur avec des Coccides (Beccari, 1877).

Anthobembix Perkins

Ce genre comprend 8 espèces en Nouvelle Guinée. Une seule semble être un myrmécophyte.

A. hospitans (Beccari). Les branches sont enflées en massue sous les nœuds. Les inflorescences sont creuses, percées et habitées par les fourmis (*Iridomyrmex scrutator* Smith) qui y élèvent des coccides (*Mycolecanium kibarae* Targioni) (Beccari, 1877).

10. NEPENTHACEES

Cette famille de plantes carnivores comprend 2 genres et 68 espèces distribuées des Seychelles à Madagascar, Indonésie, Malaisie, Australie, Nouvelle-Calédonie.

Le genre *Nepenthes* à lui seul comprend 67 espèces sur les 68 de la famille. La plupart sont épiphytes, mais peuvent pousser à même le sol en altitude comme les *Myrmecodia* ou les *Hydnophytum* par exemple et souvent sur le même sol tourbeux. Ces plantes capturent les insectes dans l'urne développement de la vrille, elle-même prolongation de la nervure centrale de la feuille. Le bord de l'urne est courbé vers l'intérieur et à l'entrée se trouvent des glandes sucrées et à quelque distance en dessous sont d'autres glandes enfoncées dans de petits trous sur la paroi interne. Il y a aussi des pseudonectaires sur le couvercle et le pétiole. Les insectes attirés par ces nectaires et par les couleurs brillantes de l'urne, aussi par les odeurs émises, pénètrent à l'intérieur au milieu de ces glandes et glissent sur la partie lisse inférieure et tombent finalement dans l'eau et le liquide digestif au fond de l'urne où ils sont noyés et digérés par la plante.

La plante attire aussi les pollinisateurs par son nectar, notamment les pseudonectaires des sépales, comme elle attire les proies par d'autres artifices. Les fourmis elle-mêmes sont souvent capturées et noyées.

Chose extraordinaire, cette plante qui utilise les insectes pour féconder sa fleur, qui capture et tue les insectes emprisonnés dans son urne, semble au moins dans le cas d'une espèce, *N. bicalcarata* J.D. Hooker, abriter des fourmis. Beccari (1884) a, en effet, signalé cette espèce de Bornéo. Le pétiole des feuilles à urne est enroulé et dans la partie enroulée, légèrement enflée et creuse, avec des ouvertures, vivent des fourmis. Shelford (1916) met en doute l'assertion de Beccari et l'espèce devrait être réétudiée sur place. Rappelons que de nombreux insectes et araignées se sont fort bien adaptés à la vie dans l'urne et à échapper à la couche de cire glissante (P. Jolivet 1983). L'identification des fourmis n'est pas faite et il serait intéressant de connaître

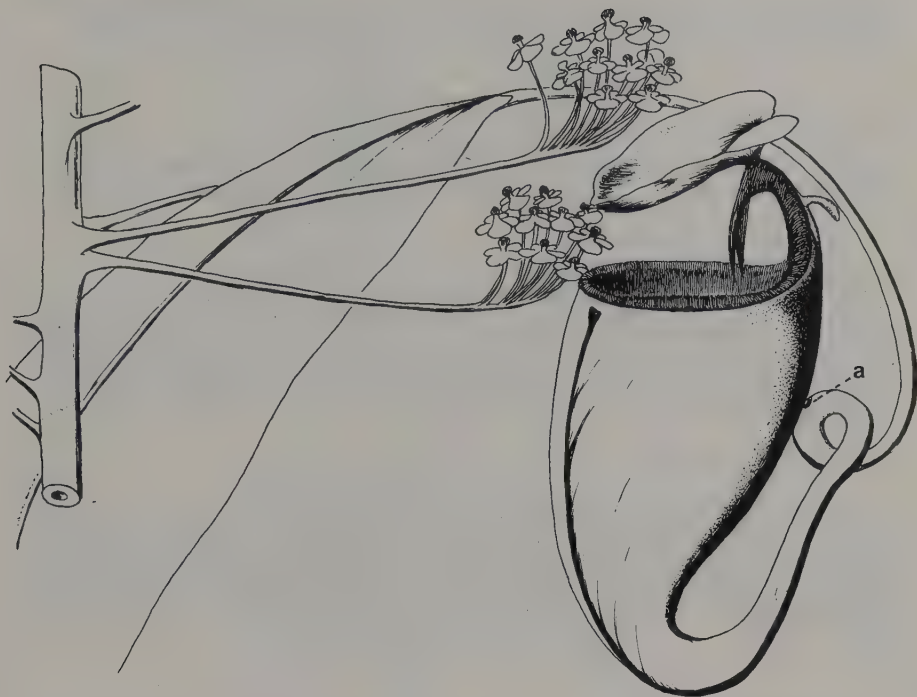


Fig. 34 — *Nepenthes bicalcarata* Hooker.

Portion du limbe d'une feuille (de la partie haute de la tige) terminée par une ascidie. La nervure en partie se tourne en spirale, se regonfle et présente en a) l'ouverture d'accès à la cavité interne (d'après Beccari, 1884).

l'espèce qui profite des nectaires et du logement sans être victime du piège tendu par la plante.

11. LEGUMINEUSES

Cette vaste famille a au moins une espèce myrmécophile parmi le genre *Humboldtia* Vahl en Asie tropicale.

Le genre renferme 6 espèces du sud de l'Inde à Ceylan. *Humboldtia laurifolia* Vahl a des rameaux sans fleurs qui sont normaux, mais ceux qui portent les fleurs ont des entre-nœuds obconiques et creux. Dans chacun de ceux-ci au sommet à l'opposé de la feuille est une fente menant à la cavité qui est habitée par les fourmis (Bower, 1886, 1887, Schimper, 1903, Morteo, 1904, Ridley, 1910, Escherich, 1906, Wheeler, 1910, Bequaert, 1922).

Escherich (1911) réexamina *H. laurifolia* au jardin botanique de Peradenya, dans les hauteurs de Sri-Lanka, et trouva relativement peu d'entre-nœuds habités par les fourmis (20 %) ce qui contraste avec le terrain où 50 % des entre-nœuds sont infestés. Les fourmis suivantes qui ne sont nullement obligatoires y furent trouvées : *Technomyrmex*, *Tapinoma*, *Monomorium*, *Crematogaster*. Ces fourmis semblent peu agressives et élèvent des Coccides à l'intérieur des domaties. Les pics sont attirés par les fourmis et leur couvain. Il serait trop tôt de conclure au parasitisme de la fourmi,

car les fourmis trouvées dans la nature sont probablement plus agressives et mieux adaptées que ces espèces occasionnelles capturées à l'intérieur d'un jardin.

12. MELIACEES

Cette famille avec 50 genres et 1400 espèces est exclusivement tropicale et subtropicale. Deux genres indomalais sont considérés comme myrmécophiles.

Chisocheton Blume

Ce genre comprend 100 espèces. *C. pachyrachis* Harms est un arbre de Nouvelle Guinée qui comme son nom l'indique a les nœuds des branches et la base du pétiole enflés et creux. Plusieurs ouvertures mènent dans la cavité. *Chisocheton lasiocarpus* (Miquel) Valetton est aussi myrmécophile (Stevens, 1975 ; Mabberley, 1979). On a signalé de cette plante : *Crematogaster*, *Iridomyrmex*, *Camponotus*, *Tapinoma*.

Aphanamixis Blume

Sur les 25 espèces indomalaises du genre, au moins une espèce de Nouvelle Guinée (*A. myrmecophila* (Warburg) est myrmécophile. Les branches sont souvent enflées et creusées, même les plus jeunes parties, et l'extrémité du rameau se rétrécit abruptement. Plusieurs ouvertures mènent à l'intérieur de cavités irrégulières qui ont des parois tendres et brunes. Les cavités sont habitées par des fourmis (Warburg, 1894).

13. EUPHORBIACEES

Cette vaste famille de 300 genres et plus de 5000 espèces contient deux genres au moins qui sont de réels myrmécophytes dans la région indomalaise.

Endospermum Benthham

Le genre contient de 12 à 15 espèces dans le Sud-Est Asiatique, la Nouvelle Guinée et les îles Fidji. Au moins deux espèces sont de réelles myrmécophytes.

Endospermum moluccanum (Teysmann & Binnendijk) d'Amboine, les Moluques et Célèbes est habité par les fourmis. Rumphius (1741) l'appelle Arbor Regis ou tout au moins Beccari a cru l'y reconnaître dans la description latine de cet auteur.

Endospermum formicarum Beccari de Nouvelle Guinée et de l'Archipel Bismarck a les branches normalement enflées et creuses vers leur extrémité. Beccari les a trouvées habitées par *Camponotus angulatus* Smith qui avait probablement percé les ouvertures. Dahl (1901) décrit la plante dans l'archipel Bismarck comme étant remplie de moelle qui serait ensuite creusée par les fourmis *Camponotus* (*Colobopsis*) *quadriceps* (Smith). Merrill (1981) figure *E. moluccanum* mais curieusement la littérature sur ces deux plantes reste assez rare.

Macaranga Du Petit Thouars

Le genre *Macaranga* comprend 280 espèces en Afrique tropicale, Madagascar, Malaisie, Australie, Pacifique. Le genre semble avoir une vocation myrmécophile, beaucoup d'espèces africaines présentant des myrmécodomaties stipulaires (chapitre 7). En Asie, certaines espèces ont des tiges creuses habitées par les fourmis et d'autres des corps nourriciers.

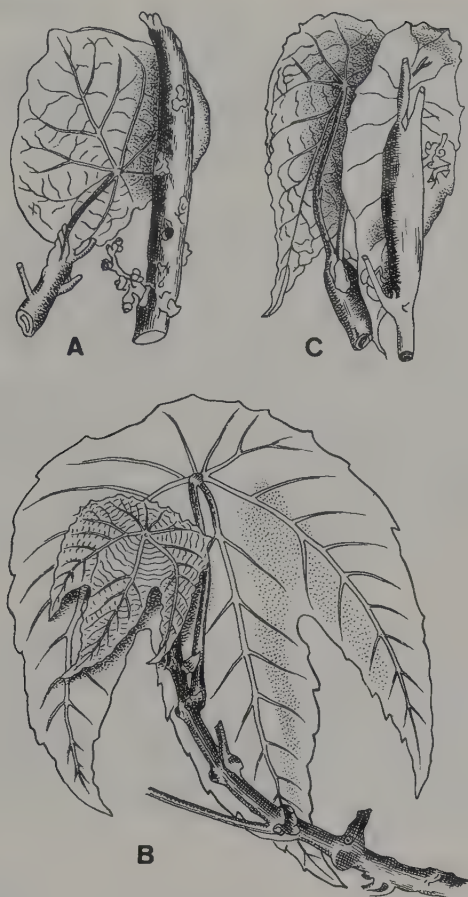


Fig. 35 — A : *Endospermum formicarum* (Euphorbiacées). internodes à fourmis enflés (d'après Merrill, 1946).

B : *Macaranga triloba* (Euphorbiaceae). Tige avec feuilles et stipules à corpuscules beccariens nourriciers (d'après Holtum, 1954).

C : *Macaranga caladiifolia* (Euphorbiaceae) montrant des internodes de jeunes tiges enflées et abritant des fourmis (d'après Merrill, 1946).

Les espèces suivantes ont été signalées comme possédant des fourmis :

M. hypoleuca (Reichenbach & Zollinger) de la péninsule malaise, Sumatra, Bornéo est habité par *Crematogaster*, (*Decacrema*) *borneensis* (André) (Viehmeyer, 1916).

M. caladiifolia Beccari, est cité de Bornéo (1884).

M. formicarum Pax & Hoffman. Un arbre peu élevé de Bornéo aux branches creuses habitées par les fourmis (Pax, 1914).

Dans ces trois espèces, les fourmis vivent dans les branches creuses et un peu enflées et aussi sous les bractées lancéolées, droites, persistantes du bourgeon. Les corps nourriciers, blancs et globuleux, ont été décrits précédemment (chapitre 5). Ils sont éparpillés sur le dessus des jeunes feuilles entre les nervures. Il y a plus de corps beccariens sur les plantes non occupées par les fourmis car celles-ci les collectent sans arrêt et en nourrissent leurs larves.

Les trois espèces malaises *Macaranga triloba* (Reinwardt), *M. griffithiana* Müller et *M. hulletii* King ont des tiges creuses et occupées par les fourmis. Les bractées du bourgeon sont repliées en une poche qui entoure la tige. L'intérieur des bractées porte d'abondants corps nourriciers blancs, pyriformes ou globulaires, que les fourmis prélèvent et emportent au nid dans la tige creuse et en nourrissent leurs larves. A l'occasion, les fourmis amènent leurs larves à l'intérieur des bractées. *M. hosei* King et d'autres espèces ont des myrmécodomaties semblables.

Chez *M. triloba* vit *Crematogaster* cf. *daisyi* (Forel). Chez un autre *Macaranga* de Sarawak, les bractées sont larges, lancéolées, acuminées, retournées, coriaces, non appuyées contre la tige, concaves et amenant ainsi les fourmis à s'y installer (Ridley, 1910 ; Bequaert, 1922). Les corps nourriciers de *Macaranga triloba* et de *M. hypoleuca* ont été décrits en détail par Rickson (1980).

14. ACTINIDIACEES

Trois genres et 350 espèces tropicales composent cette famille. Ce sont pour la plupart des arbustes grimpants produisant des baies ou des capsules.

Saurauia Willdenow.

Le genre comprend 300 espèces en Asie et en Amérique. On a signalé occasionnellement des adaptations des feuilles pour loger les fourmis chez quelques *Saurauia* de la région pacifique (Merrill, 1981).

15. FLACOURTIACEES

La famille est constituée d'arbres ou arbustes tropicaux divisés en 93 genres et 1000 espèces.

Gertrudia K. Schumann (= *Ryparosa* Blume)

Le genre comprend 18 espèces des Andaman à la Malaisie et la Nouvelle Guinée. *G. amplifolia* K. Schumann a des branches enflées à l'apex en dessous des bourgeons des feuilles, creuses avec une ouverture menant à la cavité. Les fourmis n'ont pas été observées et identifiées.

16. THYMELAEACEES

50 genres et 500 espèces tempérées et tropicales surtout en Afrique composent cette famille. Une espèce *Wikstroemia alata* serait myrmécophile d'après Schimper (1898).

17. ANACARDIACEES

D'après le Professeur Pham Houng Ho de Hochiminhville, la plante *Lannea coromandelica* (Houttuyn) Merrill qui pousse au Vietnam vers Phanrang et Nhatrang (1600 m) aurait des cavités caulinaires habitées par les fourmis. Il serait toutefois bon de vérifier sur le terrain qu'il ne s'agit pas d'anciennes galles abandonnées, puis occupées.

18. MELASTOMATACEES

Famille tropicale de 240 genres et 3000 espèces dont les myrmécophytes sont surtout américains. Deux genres comptent des plantes à domaties en Malaisie.

Pachycentria Blume

Le genre comprend 8 espèces. Ce sont des épiphytes ligneux dont certains ont des renflements bulbeux sur les racines, remplis d'un tissu spongieux. Ridley n'a pas trouvé de fourmis dans ces dilatations et doute de la myrmécophilie du genre. Ces renflements peuvent être de simples tubercules. Cependant Shelford (1916) a signalé à Bornéo *P. macrorhiza* Beccari et *P. microstyla* Beccari, tous les deux à racines tubéreuses et à galeries habitées par les fourmis.

Medinilla Gaudichaud

400 espèces paléotropicales composent le genre. *M. loheri* Merrill de Luzon présente une feuille par paire normale et l'autre modifiée en une ascidie ouvrant sur le bord supérieur par une fente. D'après les observations, cette poche est parfois habitée par les fourmis (Solereder, 1920, Bequaert, 1922).

Une autre espèce, *M. disparifolia* C.B. Robinson de Luzon, Philippines, a des feuilles d'allure semblable et est peut-être aussi myrmécophile.

19. POTALIACEES

Quatre genres et 70 espèces composent cette famille d'arbres et d'arbustes tropicaux. Famille apparentée aux Loganiacées.

Fagraea Thunberg

Contient 35 espèces indoaustralienne, souvent épiphytes. Quelques espèces ont des pseudonectaires à l'extérieur de la base des fleurs. Chez les trois espèces suivantes : *F. borneensis* Scheffer de Bornéo, *F. imperialis* Miquel de Sumatra et *F. auriculata* Jack de la région orientale, la base du pétiole porte des appendices auriculaires, qui sont recourbés vers la base et plus ou moins pressés contre la tige. Les cavités ainsi formées sont occupées par les fourmis, qui couvrent l'ouverture avec une substance cartonnée et gardent leur couvain à l'intérieur (Burck, 1891, Bequaert, 1922).

20. VERBENACEES

Les Verbénacées contiennent 75 genres et 3000 espèces presque toutes tropicales ou subtropicales. Quelques unes sont plus ou moins myrmécophiles en Afrique et en Asie.

Clerodendrum Linné.

Genre de 400 espèces, petits arbustes ou plantes herbacées, avec quelques espèces à fourmis. Trois espèces sont connues comme spécialement myrmécophiles : *C. myrmecophilum* Ridley, *C. breviflos* Ridley de Malaisie, *C. fistulosum* Beccari de Bornéo. Toutes ces espèces ont des tiges creuses souvent habitées par des fourmis (Beccari, 1884), Shelford, 1916). Il semble que la fourmi de *C. fistulosum* soit *Camponotus* (*Colobopsis*) *clerodendri* Emery. La fourmi creuse son entrée dans la tige creuse, là où la moelle a disparu, en dessous de l'insertion des feuilles, d'un côté ou des deux côtés de chaque nœud. Chez *Clerodendrum fallax* Lindley, plante de Java, les fourmis ne pénètrent que lorsque la moelle a disparu et la tige est suffisamment lignifiée. Les cicatrices des pétioles foliaires présentent des entrées toutes faites ou presque (Jolivet, 1985).

Chez les plantes sans fourmis, parmi les trois espèces malaises mentionnées ci-dessus, les points d'entrée sont marqués par une petite tache d'une texture et structure différente de celles des tissus qui l'entourent. On retrouve là un peu les prostoma ou entrées préformées mentionnées ailleurs. Beccari figure les entre-nœuds enflés de ces espèces, entre-nœuds surtout visibles vers l'extrémité supérieure. Chez *Clerodendrum fallax*, la tige est creuse et habitée mais l'évolution vers la myrmécophilie est moins parfaite car les entre-nœuds ne sont pas renflés.

Curieusement, les *Vitex* sont nombreux en Asie, mais n'ont pas encore été signalés comme myrmécophytes, alors que les espèces habitées par les fourmis sont communes en Afrique.

21. SCROPHULARIACEES

Le genre *Wightia* Wallich contient 2 à 3 espèces de l'Himalaya à l'Indonésie. Il s'agit de buissons épiphytes devenant plus tard des arbres indépendants. Chez *Wightia borneensis* Hooker certains individus sont attaqués par les fourmis qui creusent (?) les entre-nœuds supérieurs. La cavité ainsi formée prend une forme de cigare et est colonisée par les fourmis. L'intervention des fourmis dans ce creusement semble bien étrange et le fait est à révéfier.

22. GESNERIACEES

Des Gesnériacées de Java, *Aeschynanthus* (*Trichosporium*) *angustifolia* Steudel et *A. albida* Blume sont des épiphytes avec des graines poilues et des feuilles charnues. Ils seraient myrmécophytes.

Le genre *Aeschynanthus* Jack comprend 80 espèces malaises.

23. ASCLEPIADACEES

La famille contient 130 genres et 2000 espèces tropicales et subtropicales. Certaines espèces grimpantes constituent de remarquables myrmécophytes. Beaucoup d'Asclépiadacées produisent du latex.

Dischidia R. Brown

Le genre comprend 80 épiphytes indoaustraliennes et polynésiennes dont 25 en Malaisie avec des racines adventives et des feuilles épaisses, couvertes par de la cire. Quelques unes qui ont des dispositions anatomiques favorables sont occupées par les fourmis.

La plante à urne *Dischidia rafflesiana* Wallich de la région malaise possède, à côté de feuilles ordinaires, des feuilles en forme d'ascidies. Chacune de ces feuilles spécialisées devient une véritable urne avec un bord incurvé et profonde de 10 cm environ. A l'intérieur poussent des racines adventives en provenance de la tige ou du pétiole voisin. L'urne peut se tenir avec son ouverture dirigée vers le haut, ou être horizontale ou bien être tournée vers le bas. Généralement ces urnes contiennent des débris amenés par les fourmis. Toute cette fermentation ammoniacale est absorbée par les racines internes. Certaines urnes contiennent de l'eau de pluie et ainsi peuvent agir comme collectrices d'humus et réservoirs d'eau. La surface interne est cireuse de telle sorte que l'eau ou les sels minéraux ne peuvent être absorbés par l'urne elle-même et l'absorption est due uniquement aux racines.

Chez une autre espèce *Dischidia timorensis* Decaisne de la région malaise un certain nombre de feuilles sont également converties en urnes avec une ouverture à la base à travers lesquelles les racines pénètrent dans la cavité. Ces poches contiennent de la terre et quelquefois des fourmis qui y font leur nid et s'y installent avec leur couvain (Treub, 1883, Beccari, 1884, Ridley, 1910). Les fourmis y amènent des cochenilles et les graines sont disséminées par les fourmis (Docters van Leeuwen, 1912).

Chez toutes les *Dischidia*, la distribution des graines semble être semblable et elle a été surtout étudiée chez *D. rafflesiana* et *D. nummularia* qui sont des épiphytes communs dans l'île de Java. Les graines pappifères (à aigrettes) de ces Asclépiadacées portent une caroncule étroite, blanche, constituée de cellules remplies de substances grasses et albumineuses. Quand les fruits sont mûrs ils s'ouvrent et les graines sont entraînées par le vent (anémochorie). Si elles se logent sur une branche ou un tronc, elles germent si elles ont assez d'humidité, mais la plupart de ces graines sont destinées à périr. Cependant de nombreuses graines saines de *Dischidia* peuvent être trouvées dans les galeries d'*Iridomyrmex myrmecodiae* Emery (= *I. cordatus*), une fourmi qui construit son nid sur ou sous l'écorce, mais vit aussi dans certaines épiphytes, dont les *Dischidia*, *Myrmecodia* etc. Cette fourmi a été aperçue par Docters van Leeuwen transportant des graines de *Dischidia* étant attirée par les elaiosomes (caroncules). Ces petites fourmis, étant incapables de saisir la graine elle-même, enlèvent les longs et fragiles poils du pappus et au moyen des poils courts et forts qui restent traînent la graine dans une fente de l'écorce ou parmi les racines ou les tiges d'autres *Dischidia*. Il est évident que les fourmis ou leurs larves mangent les elaiosomes mais cela ne nuit en rien au développement de la graine.

A noter que Beccari (1884) trouva *D. rafflesiana* à Java habité par *Dolichoderus bituberculatus* Mayr et *Crematogaster brevis* Emery. Nous avons vu précédemment que la plante peut aussi héberger *Iridomyrmex*.

Nous avons vu la perfection de l'adaptation des deux espèces précédentes. D'autres espèces montrent des cas d'adaptation à la myrmécophilie moins parfaites, d'autres des cas accidentels, et enfin certains *Dischidia* ne présentent aucun caractère de plante à fourmis.

Les trois espèces suivantes : *D. complex* Griffith de Malaisie, *D. pectenoides* Pearson des Philippines et *D. shelfordii* Pearson de Bornéo ont certaines feuilles avec des urnes doubles : une petite urne est trouvée à l'intérieur de chaque grande urne. La surface intérieure de la petite urne est couverte de poils glanduleux. La grande urne extérieure est remplie de terre et de petites racines absorbantes qui proviennent du pétiole ou de la tige et passent par l'orifice. Dans l'urne extérieure de *D. pectenoides* se rencontrent des fourmis : *Crematogaster difformis* F. Smith. La petite et la grande urne hébergent un mycelium dense peut-être brouté par les fourmis

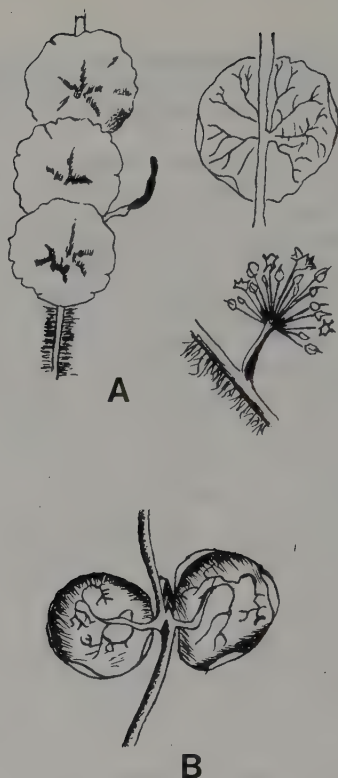


Fig. 36 — A : *Hoya imbricata* (Asclepiadaceae). Lianes à feuilles circulaires appliquées contre un tronc, produisant des racines internes et abritant des fourmis (d'après Merrill, 1946). B : *Dischidia nummularia*, avec de petites feuilles rondes, face inférieure montrant les racines (d'après Holtum, 1954) (Asclepiadaceae).

(Pearson, 1902). Il est mélangé à des mucilages sucrés provenant de la décomposition des tissus et sans doute aussi consommés par les fourmis (gommose). Pearson (1902) souligne également l'analogie entre les hyphes de la rosette du champignon et les bromaties des jardins des *Atta* en Amérique du Sud.

Les espèces suivantes sont des myrmécophytes douteuses : *D. merguiensis* Beccari du Tenasserim, *D. clavata* Wallich de l'Inde, *D. digitiformis* Beccari des Célèbes.

Lors de l'évolution du genre vers la myrmécophilie, on trouve donc à la base des espèces comme *Dischidia hirsuta* (Blume) Decaisne, *D. pseudobenghalensis* Cost., *D. gaudichaudii* Decaisne qui ont des feuilles allongées, charnues, mais normales pour une plante xérophylite. Ensuite, quelques espèces telles que *D. nummularia* R. Brown et *D. coccinea* Griffith ont des feuilles concaves avec racines et accolées au support. D'autres telles que *D. collyris* Wallich, *D. imbricata* Steudel et *D. davidii* (ces deux dernières probablement synonymes) ont des feuilles concaves, accolées comme les valves d'un Lamellibranche, pleines de racines et rapprochées ce qui en fait un nid à fourmi imparfait, parce que non complètement clos, mais accumulant les déchets et l'azote. Par la suite nous arrivons à *D. complex* Griffith et autres à urnes doubles et à *D. rafflesiana* à urne parfaite mais simple. Il est évident que le maximum

de complexité est atteint par les espèces où l'urne est double et dont l'adaptation aux colonies de fourmis semble être la plus parfaite. Ces espèces à urnes doubles sont des espèces xérophytiques et la complication du système semble destinée à réduire les pertes en eau (Pearson, 1902). le même auteur émet aussi l'hypothèse que l'urne intérieure est un refuge possible pour les fourmis contre une inondation de l'urne extérieure. C'est peut-être une explication un peu simpliste, car les fourmis utilisent ce qu'elles trouvent, mais de par sa conformation, l'eau ne peut entrer dans l'urne intérieure avant que l'extérieure ne soit remplie.

En résumé, l'anatomie et le développement de l'urne de *Dischidia rafflesiana* a été étudiée en détail par Treub (1882) Scott et Sargent (1893). Les recherches entreprises sur le terrain à Kew montrent que l'urne est une feuille avec sa partie inférieure invaginée, la surface intérieure de l'urne étant homologue avec la partie inférieure de la feuille. Les espèces existantes de *Dischidia* montrent comme on vient de le voir tous les stades de l'évolution. Beaucoup, comme *D. benghalensis* Colebrooke, ont des feuilles biconvexes, d'autres ont la surface inférieure concave, comme *D. collyris* Wallich et les racines sont développées en dessous et abritées par la concavité de la feuille. Une invagination supplémentaire peut amener à *D. rafflesiana*.

Hoya R. Brown

Des adaptations semblables avec fourmis se rencontrent dans le genre *Hoya* Robert Brown qui comprend 200 espèces du sud de la Chine à l'Indoaustralie et le Pacifique. Le genre est constitué de plantes grimpantes avec racines accrochantes et feuilles charnues. Les fleurs en grappes sont cireuses et odorantes.

Quelques uns pendent libres comme épiphytes ou semi-épiphytes, mais chez *Hoya* et *Conchophyllum*, genre parfois mis en synonymie avec *Dischidia*, les lianes peuvent être étroitement fixées sur les troncs et les branches avec des feuilles circulaires, convexes, une rangée de chaque côté de la mince tige, avec leurs bords étroitement collés à l'écorce comme chez *Hoya imbricata* Decaisne des Philippines. Sous chaque feuille de nombreuses racines sont produites à partir de l'axe de la feuille qui couvrent la partie de l'écorce protégée par la feuille, maintenant la plante en place et absorbant l'humidité et les substances nutritives. Chacune de ces feuilles est occupée par des colonies de petites fourmis.

Dans d'autres espèces d'*Hoya*, comme chez les *Dischidia*, il y a deux types de feuilles, les normales petites et libres et les creuses et spécialisées avec des racines. Chez beaucoup de *Hoya*, *H. multiflora* Blume, *H. parasitica* Wallich, *H. carnosa* R. Brown, *H. macrophylla* Blume, *H. oblongocutifolia* Cost., les feuilles sont libres et sans fourmis.

Conchophyllum Blume

Genre malais avec 10 espèces, parfois associées aux fourmis. Parfois mis en synonymie avec *Dischidia*.

24. NAUCLEACEES

La famille contient 10 genres et 200 espèces toutes tropicales, principalement des arbres et des arbustes. La famille est très voisine de Rubiacées.

Nauclea Linne

Le genre comprend 35 espèces paléotropicales.

N. lanceolata Blume de Java a des branches enflées habitées par des fourmis (K. Schumann, 1891).

N. formicaria Elmer de Mindanao a tous ses rameaux enflés, les portions cylindriques étant percés et habités par des fourmis (Elmer, 1911). Les fourmis appartiennent au genre *Crematogaster*.

N. strigosa Korthals de Bornéo et Luzon a aussi des branches creuses habitées par des fourmis.

N. (Myrmeconauclea) strigosa (Merrill, 1920) a ses branches habitées ainsi que *Nauclea celebica* Haviland de Célèbes et *N. cyrtopoda* Miquel de Bornéo (Haviland, 1897). On voit que les tiges des espèces du genre *Nauclea* Linne et des genres (ou sous-genres) voisins *Neonauclea* Merrill et *Myrmeconauclea* Merrill semblent habitées par les fourmis et il semble y avoir peu d'exceptions. Ces plantes se rencontrent le long des cours d'eau rapides.

25. RUBIACEES

Immense famille de 500 genres et de 6000 espèces parmi lesquelles se rencontrent les plus étranges et les plus spécialisés des myrmécophytes. C'est aussi la famille qui en contient le plus : 11 genres et 65 espèces recensés.

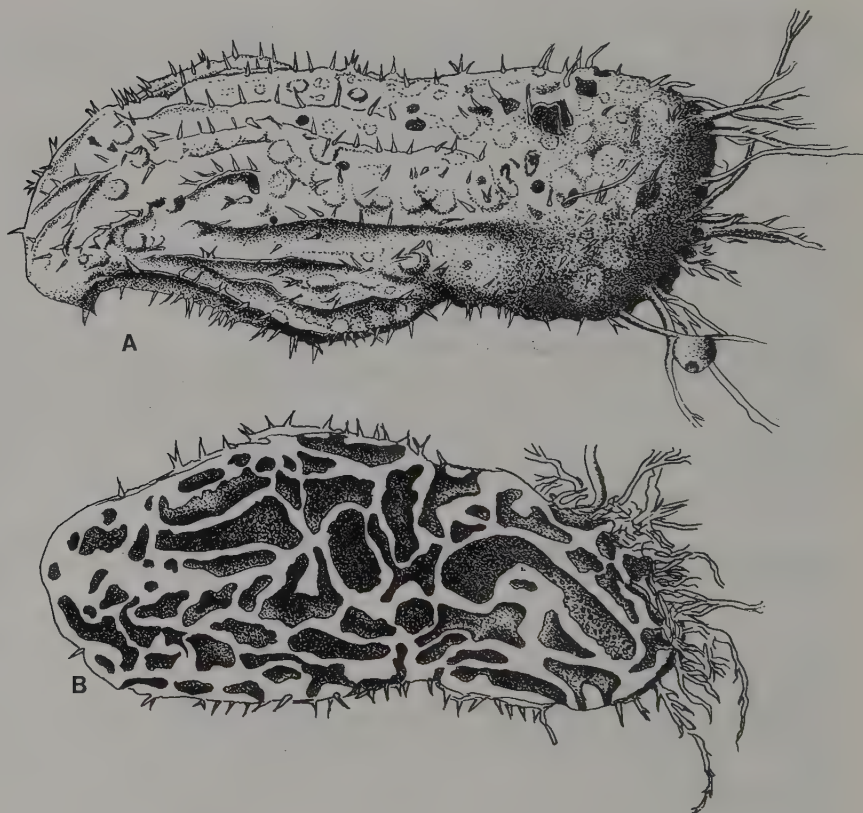


Fig. 37 — *Myrmecodia alata* Beccari (Rubiacées) de Nouvelle Guinée. A : Tubercule entier avec orifices d'entrée des fourmis et épines. B : Section verticale du tubercule montrant les galeries internes, certaines lisses, d'autres avec lenticelles ou racines (d'après Beccari, 1884).

Myrmecodia Jackson

45 espèces de *Myrmecodia* ont été recensées de la Malaisie au Nord de l'Australie et aux Iles Fidji. Ce sont toutes des épiphytes avec des tiges énormes feuillues. Ces plantes sont couvertes d'épines qui sont des racines transformées, phénomène assez rare en botanique. La base forme un large tubercule allongé, en réalité l'axe hypocotyle, attaché par des racines adventives et composé d'une masse de tissu parsemé de nombreuses galeries communicantes et de chambres toujours habitées par les fourmis, principalement des *Iridomyrmex*. Lors de la germination, l'hypocotyle s'enfle en un petit tubercule, dans lequel le phellogène apparaît formant du liège du côté interne. D'autres phellogènes apparaissent plus tard, augmentant le nombre des passages car le liège disparaît de lui-même. Les fourmis prennent possession de la plante dès la formation de la première cavité.

Les nombreuses ouvertures des *Myrmecodia* semblent préformées. Des porcs d'aération en anneau, trop petits pour que les fourmis les utilisent, se rencontrent sur la paroi des pseudotubercules.

Beccari (1884) pensait que les galeries étaient creusées par les fourmis et que l'irritation contribuait à la croissance de la plante. C'est aussi la théorie de Mosely (1879). Plus tard Beccari (1904) changea d'avis. Il y a cependant une part de vérité dans cette assertion car les *Myrmecodia*, comme les *Hydnophytum*, en serre sont toujours petits et il y manque semble-t-il les apports ammoniacaux des fourmis qui ainsi indirectement participent à la croissance (P. Jolivet, 1973). Forbes (1880-1885) et Treub (1883-1888) ont élevé de jeunes *Myrmecodia* à partir de la graine et ont vu que les galeries se développent en l'absence de fourmis. Les observations de Treub font encore autorité. Il vit que peu de temps après la germination et avant la formation des premières feuilles l'axe hypocotyle commençait à grossir et à produire le pseudotubercule lui-même. Tout d'abord la masse entière est continue ainsi que le vaisseau central puis la première cavité se forme entourée de cellules subéreuses.

Diverses théories ont été émises par les auteurs. Karsten (1895) rejette la théorie symbiotique et pour lui les cavités ont une fonction respiratoire et assimilent l'eau et les matières nutritives. Rettig (1904) croit en une fonction respiratoire et d'absorption d'eau du tubercule. Miehe (1911) décrit des cavités internes lisses et brun jaune dépourvues de champignons ou le couvain est gardé, d'autres noires avec des papilles et des champignons. Miehe ne croit pas que les fourmis mangent les champignons, mais les élaguent seulement. Les papilles appelées haustoria semblent absorber l'eau. Miehe note aussi que les *Iridomyrmex* sont rarement vues en dehors des galeries à moins que la plante ne soit dérangée auquel cas elles sortent prêtes à attaquer. Nous avons pu confirmer cette observation sur les *Myrmecodia* des Highlands de la Nouvelle Guinée. Les fourmis, sont agressives, en tout cas celles qui peuplent les plantes sur *Casuarina* dans la région de Goroka. Nouvelle Guinée (Jolivet, 1973), (*Myrmecodia schlechteri* Valéton (C. Huxley det.).

Les fourmis signalées chez les *Myrmecodia* sont très diverses, mais c'est surtout *Iridomyrmex cordatus* (Fr. Smith) (= *myrmecodiae* Emery) en plaine et *I. cf. scrutator* en forêt pluvieuse de haute montagne au dessus de 2000 m (C. Huxley, 1978).

Il y a tout d'abord Mann (1921) qui mentionne divers *Iridomyrmex*, *Poecilomyrma myrmecodiae* Mann et des *Camponotus* et *Pheidole*, mais il semble y avoir une confusion entre *Myrmecodia* et *Hydnophytum*. Cette dernière plante a une faune plus variée que celle des *Myrmecodia*.

Wheeler (1919) cite *Camponotus quadrisectus* (Smith) et *Crematogaster difformis* F. Smith ssp. *sewardi* (Forel) d'un *Myrmecodia* de Bornéo. La nomenclature des *Myrmecodia* est encore un peu confuse et il est impossible de tenir compte de 12 espèces citées par Bequaert (1922) et de leurs fourmis en détail. Nous nous contenterons de résumer la liste des fourmis trouvées dans des *Myrmecodia* de diverses provenances indonésiennes : *Iridomyrmex myrmecodiae* (Emery), *I. cordatus*

(Smith) ; *Camponotus maculatus pallidus* (Smith), *Pheidole megacephala* (Fabricius), *Iridomyrmex scrutator* Smith, *Crematogaster* sp, *Iridomyrmex nagasau* Mann.

Les *Myrmecodia* sont épiphytes sur de très nombreux arbres depuis la mangrove (*Rhizophora*), la forêt primaire et secondaire, les hautes terres de Nouvelle Guinée, mais poussent rarement sur *Eucalyptus* car l'écorce s'en détache facilement, bien que très rarement on les trouve sur la couronne de ces arbres. Les *Myrmecodia* se rencontrent sur les arbres suivants parmi bien d'autres : *Libocedrus*, *Durio*, *Erythrina*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Terminalia*, *Calophyllum*, *Melaleuca*, *Banksia* et notamment dans les hautes vallées sur divers *Casuarina* dont *C. nodiflora*. En altitude, à partir de 2500 à 3000 m les *Myrmecodia* comme les *Hydnophytum* deviennent terrestres et poussent directement sur les rochers ou sur le sol tourbeux parmi les mousses, les sphaignes, les fougères arborescentes et les *Nepenthes*, tels les *M. lamii* Merrill et Perry et *M. brassii* Merrill et Perry en Nouvelle Guinée. Tous ces milieux sont des milieux pauvres en sol et en substances azotées et l'apport des fourmis enrichit la plante. Les *Myrmecodia*, comme les *Hydnophytum*, poussent sur un très grand nombre d'arbres et il est certains que la tuberculisation de ces plantes



Fig. 38 — *Myrmecodia selebica* Beccari (environ x 1/4) (d'après Beccari, 1884).

leur permet de résister à la saison sèche sans trop de dommage, la réserve en eau étant considérable. L'apport en substances minérales et azotées grâce aux fourmis n'est pas négligeable non plus.

Hydnophytum Jack

94 espèces ont été décrites des Andaman, de la région indo-malaise, de l'Australie et du Pacifique. Le genre ressemble beaucoup au *Myrmecodia*. Il en diffère par l'absence d'épines — racines sur le pseudo-tubercule et par les caractères suivants d'après Van Royen (1983) :

1. Style simple. Ovaire à quatre cellules. Fruit à quatre graines. Feuilles groupées, base du pétiole largement pelté. *Myrmecodia*.
2. Style bifide. Ovaire à deux cellules. Fruit à 2 graines. Feuilles séparées, base du pétiole étroit..... *Hydnophytum*.

Les rhizomes des *Hydnophytum* sont généralement plus courts et plus arrondis que chez *Myrmecodia*. Ils sont aussi creusés et habités par les fourmis. On y trouve : *Iridomyrmex cordatus* (Smith) (= *myrmecodiae* (Emery) en Nouvelle Guinée. Beccari (1884) y mentionne *I. myrmecodiae* à Java et *Crematogaster difformis* à Bornéo. En Nouvelle Guinée, chez *H. petiolatum* Beccari, Beccari a trouvé *I. cordatus* (Smith). En réalité, les fourmis de l'*Hydnophytum* sont beaucoup plus variées que chez *Myrmecodia*. Rappelons que nous avons trouvé à Bangkok (Jolivet, 1973) dans *H. formicarum* Jack les fourmis suivantes vivant soit en parabiose soit ayant divisé leurs nids parmi les cellules internes de la plante :

Myrmicinae : *Monomorium minutum* Mayr, *Monomorium destructor* (Jordan), *Crematogaster* sp.

Dolichoderinae : *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius).

Formicinae : *Camponotus* sp., *Paratrechina longicornis* (Latreille).

Ces 6 fourmis furent déterminées par R.W. Taylor.

D'après Miehe (1911), les parois des galeries d'*H. formicarum* Jack étaient par places recouvertes d'un champignon analogue à celui trouvé chez les *Myrmecodia*.

Squamellaria Beccari

Localisé aux îles Fidji avec deux espèces. La biologie n'est pas connue. Abrite aussi des fourmis.

Myrmedoma Beccari

Epiphyte avec deux espèces en Nouvelle Guinée : *M. arfakiana* Beccari et *M. naumanni* Warburg.

Myrmephytum Beccari

Deux espèces épiphytes des Philippines et de Célèbes : *M. selebicum* Beccari et *M. beccarii* Elmer.

Psychotria Linne

Genre important pantropical avec 200 espèces. Beaucoup ont l'axe de l'inflorescence brillamment coloré. Certaines espèces ont pour particularité de posséder dans leur limbe de petits nodules bactériens saillants appelés des bactériodomaties, en commun d'ailleurs avec beaucoup d'autres Rubiacées tropicales.

Psychotria myrmecophila Lauterbach et Schumann de Nouvelle Guinée est un

buisson avec des poches stipulaires. Les bords en sont recourbés et le stipule très enflé (Bequaert, 1922). La cavité ainsi formée est divisée en deux par une carène médiane. Des ouvertures sont percées à travers la paroi et aussi à travers la partition interne. Coccides et fourmis ont été trouvées dans ces poches stipulaires (K. Schumann et K. Lauterbach, 1901).

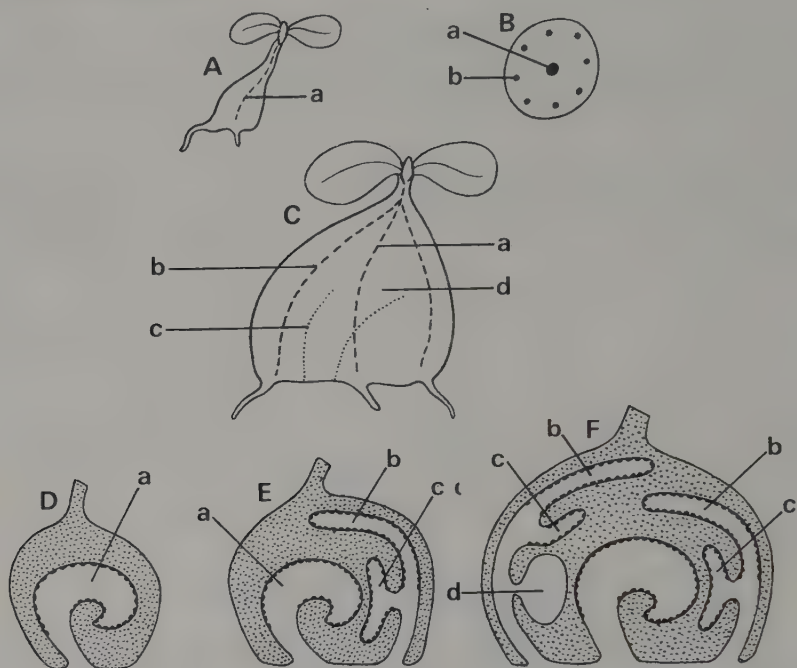


Fig. 39 — Diagrammes schématiques montrant la formation de la première cavité. A : Section d'une jeune pousse à la germination avec l'hypocotyle gonflé. B : Section transversale de l'hypocotyle après la prolifération vasculaire. C : Jeune plante après que le phellogène de la première cavité s'est formé. a : premier, tissu vasculaire ; b : faisceaux vasculaires postérieurs ; c : phellogène de la première cavité ; tissu qui meurt et disparaît formant la première cavité. D : Jeune plante avec la première cavité seulement. E : Plante après que la seconde cavité se soit formée. F : Plante avec la troisième cavité, cavités avec ou sans verrucosités absorbantes (d'après C. Huxley, 1978).

Il est évident que la littérature concernant les deux principaux genres de Rubiacées myrmécophiles, les *Myrmecodia* et les *Hydnophytum*, est considérable depuis Treub (1883-1888) jusqu'aux travaux récents de Janzen (1974) et de C. Huxley (1978-1980-1982). Une partie de cette énorme bibliographie est citée dans les travaux de Bequaert (1922) et dans notre note récente (Jolivet, 1973). On trouvera aussi dans Schnell (1970) et Buckley (1982) une grande partie de ces références.

Notons tout d'abord le problème de la dispersion des graines de ces deux genres d'épiphytes, ainsi d'ailleurs que des trois genres satellites *Squamellaria*, *Myrmedonia* et *Myrmephytum*. Elle est en grande partie due aux fourmis (myrmécochorie). Le fruit est une drupe avec 2 (*Hydnophytum*) ou 4-5 pyrènes (*Myrmecodia*), le mesocarpe devenant visqueux quand il est mûr, un peu comme les baies des Loranthacées. La couleur en est blanche ou rouge ou passant du blanc au rouge en murissant, ce qui indiquerait dans ce dernier cas une distribution ornithochore. Les deux systèmes semblent coexister et ont été observés concurremment. En gros les différences de coloration sont faibles entre blanc, orangé ou rouge orangé luisant, ces

derniers surtout parmi les *Hydnophytum*. Les fourmis distribuent la graine et peut-être le fruit qui en collant au tronc peu germer pendant la saison humide comme c'est un fait courant dans les Highlands de la Nouvelle Guinée sur les *Casuarina*. Il est possible aussi que les fourmis touchent légèrement au fruit et consomment des substances nutritives de la graine qui est oblongue avec un embryon au centre d'un albumen charnu.

Dans un premier article, C. Huxley (1978) a étudié ces deux genres d'épiphytes : anatomie, morphologie et développement. Huxley décrit deux champignons dans l'intérieur des tubercules de ces Rubiacées : *Arthrocladium* sp. qui croit dans les cavités où les excréments de fourmis sont présents et une Moniliale qui est parasite sur les surfaces lisses. Ces champignons avaient déjà été signalés par Miehe (1911).

Huxley a aussi confirmé que les épiphytes croissaient beaucoup mieux en présence d'*Irodomyrmex* qu'en leur absence sans doute à cause des apports minéraux. C'est un fait bien connu que les Rubiacées épiphytes en serre sont rachitiques et restent de petite taille. Grace aux radioisotopes, C. Huxley a pu prouver que les fourmis déposaient de préférence les composés organiques ou inorganiques là où les excreta étaient présents et étaient absorbés par les plantes, c'est-à-dire dans les surfaces aux cavités couvertes de verrues (lenticelles). C. Huxley a décrit des cavités simples chez *Hydnophytum* et complexes chez *Myrmecodia*, cavités qui sont différenciées en régions avec différentes surfaces et fonctions. C. Huxley, pas plus que Janzen (1974) ne semblent pas avoir vu les racines internes absorbantes que nous avons trouvées à l'intérieur des cavités des *Myrmecodia* en Nouvelle Guinée à Goroka (P. Jolivet, 1973). Normalement les fourmis gardent leurs larves et leurs nymphes dans les chambres à parois lisses et rejettent les excreta, déchets et cadavres là où se trouvent les lenticelles absorbantes et les racines blanches qui absorbent l'eau, sels minéraux et organiques. Les racines internes sont peut-être restreintes à certaines espèces non étudiées par les auteurs précédents. La couleur noire ou brun sombre des cavités internes de certains épiphytes a été attribuée par Janzen à une préférence des fourmis mais rien n'est moins sûr cependant.

Les *Dischidia* qui parfois poussent sur les Rubiacées épiphytes envoient parfois leurs racines dans les cavités des plantes parasitées. Cela n'a rien à voir avec les racines courtes blanches aperçues à l'intérieur des *Myrmecodia* de Goroka qui vivaient seules sur l'arbre. L'aération se fait par des ouvertures plus ou moins nombreuses de la paroi, mais aussi par des anneaux de pores spéciaux sur la surface de la plante.

D'après Beccari (1884), in Huxley (1978), certains *Hydnophytum* ne produisent jamais de tubercules, d'autres rarement. On trouvera dans Huxley (loc. cit.) une description complète de l'anatomie des tubercules des Rubiacées épiphytes. Les feuilles sont larges chez *Myrmecodia*, petites et dures chez *Hydnophytum*. L'adaptation au xérophytisme de ces plantes en clairière défrichée est parfaite, car les feuilles sont réduites et l'évaporation est réduite au maximum.

Notons que des commensaux vivent à l'intérieur des tubercules avec les fourmis : des Staphylinides, des chenilles de Lycaenides, des Acariens Uropodes, des Nématodes, des larves de Diptères, etc... Des algues vertes seraient visibles à la sortie des tunnels (Huxley, 1978), mais nous n'avons jamais pu déceler d'algue dans les taches vertes aperçues. Des bactéries et des protozoaires sont présents.

Sur les feuilles quelques phytophages sont tolérés par les fourmis. Nous y avons observé des *Oribius* (Cucurlionides), des petites chenilles, des araignées. Il est évident aussi que pour qu'ils puissent y prélever les fruits quelques oiseaux doivent y être tolérés. Pour nous personnellement nous ne pouvions toucher à la plante sans être envahis par des centaines de petits *Iridomyrmex* en Nouvelle Guinée (*Myrmecodia*). Szent-Ivany (1967) et Huxley (1978) citent des chenilles de Lycaenides (*Hypochrysops*), des Pyralides (*Cangetta*), des galles d'Hyménoptères, des Acridiens (Pyromorphidae), des Coccides, des Aleurodes, etc. mais soyons francs ces attaques sont relativement rares ou tout au moins occasionnent peu de dégâts.

La physiologie de ces curieux épiphytes sera revue plus loin.



Fig. 40 — *Hydnophytum formicarum* Jack (Rubiacées) de Java (1/2) (d'après Beccari 1884).
On voit que contrairement à *Myrmecodia*, il n'y a pas d'épines.

CONCLUSION

Nous avons ainsi passé en revue le vaste monde des myrmécophytes de l'Asie tropicale. Certains ne sont même pas des plantes à fourmis et l'association est très lâche. D'autres sont étroitement liés aux fourmis tels ces curieux épiphytes qui à part quelques exceptions américaines sont pratiquement tous asiatiques. Tous les types de domaties sont représentés en Asie où les domaties caulinaires, foliaires, stipulaires sont monnaie courante. Peu d'espèces comportent des corps nourriciers, tels le *Lecanopteris*, *Macaranga*, mais il n'est pas sûr que les *Dischidia* ou autres plantes ne possèdent pas de substances nutritives analogues. Certaines domaties sont primitives telles celles des *Clerodendrum*, d'autres sont extrêmement sophistiquées comme chez *Myrmecodia*. Les Rubiacées épiphytes semblent avoir atteint la perfection de la symbiose bien que pouvant végéter sans fourmis durant un certain temps. Ces plantes ne croissent normalement qu'avec ces fourmis, ce qui montre bien là l'utilité des substances azotées et minérales apportées par ces Hyménoptères et peut-être aussi du CO₂ produit par leur métabolisme.

CHAPITRE 9

EVOLUTION ET MORPHOLOGIE DES STRUCTURES LEUR PREADAPTATION AUX FOURMIS THEORIES DE LA MYRMECOPHILIE.

Lorsque l'on étudie le genre *Dischidia*, une Asclépiadacée, on peut facilement retracer parmi les 80 espèces qui le composent, certaines étapes de l'évolution vers la plante à fourmis ou myrmécophyte. Au départ, des plantes à feuilles allongées ou plates, charnues, puis des feuilles aplaties simples puis concaves, des feuilles concaves jointes et finalement l'urne simple ou double. Les feuilles sous lesquelles ou dans lesquelles poussent les racines absorbantes abritent généralement des fourmis.

1. EVOLUTION ET MORPHOLOGIE DES STRUCTURES

Les structures myrmécophiles sont très différentes d'une plante à l'autre et, on l'a déjà vu, des tiges, stipules, feuilles, pétioles, axe hypoctoyle, racines, structures bulbaires ou pseudobulbaires, etc. peuvent être modifiés à cet effet. Des structures différentes peuvent se rencontrer dans une même famille, voire dans un même genre (domaties caulinaires ou stipulaires du *Macaranga* par exemple). Il est évident que les épines creuses des *Acacia* représentent une création originale et qui s'est développée en deux points de la planète : Mexique et Afrique orientale. Il est possible que dans les deux cas, le phénomène soit apparu sous la pression sélective des grands mammifères herbivores qui ont toujours manqué à l'Australie, au moins à une date récente. Dans ce continent australien où une très grande diversité d'*Acacia* et de fourmis existe, ces *Acacia* ont pratiquement perdu leurs stipules spiniformes, bien qu'ils aient gardé de modestes nectaires extra-floraux.

Rappelons ici un peu de terminologie : Delpino (1886) considérait toute plante à fourmis même si elle possédait seulement des pseudonectaires, comme étant un myrmécophyte. Par la suite ce vocable n'a été utilisé que pour les plantes qui logeaient ou nourrissaient les fourmis ; la classification de Warburg (1892) déjà invoquée antérieurement classait comme myrmécophytes les plantes qui ont des relations permanentes avec les fourmis, c'est-à-dire les myrmécotrophiques (offrant de la nourriture), myrmécodominiques (fournissant le logement) et myrmécoxéniques (donnant logement et nourriture). La classification de Van der Pijl (1955) est plus précise et elle distingue les plantes myrmécophiles ou plantes pollinisées par les fourmis, puis la myrmécodomie, myrmécotrophie, myrmécophylaxie (protection de la plante), myrmécophobie (action répulsive de certains végétaux) et myrmécochorie ou distribution des graines par les fourmis. Cette dernière classification, un peu compliquée n'est mentionnée que pour mémoire.

L'apparition de poches et de replis laminaires chez certaines plantes a été particulièrement étudiée par Schnell (1970) en Afrique et en Amérique Tropicale, mais les tendances évolutives de ces structures ne sont pas faciles à discerner.

Par exemple ; Schnell croit discerner chez une Sterculiacée *Scaphopetalum thonneri* de Wildeman et Durand que la poche foliaire unique a son homologue dans une nervure latérale redressée. Chez *Cola*, les poches sont symétriques.

Chez *Cola marsupium*, les poches foliaires se répètent à l'aisselle de chaque nervure latérale et deviennent de plus en plus petites. Schnell croit homologuer ces poches foliaires dont la basale est seule fonctionnelle à des acarodomaties axillaires de nervures, comme d'ailleurs chez *Tococa guianensis*.

Il y a toute une évolution entre ces myrmécodomaties foliaires qui peuvent être liées à une architecture générale de la plante (*Maieta*) ou bien en relation avec d'hypothétiques acarodomaties. Notons qu'invoquer les acarodomaties ne fait que reculer le problème car nul ne sait comment sont induites ces poches à acariers.

Les myrmécodomaties caulinaires sont très nombreuses et répandues dans beaucoup de familles végétales dont les Rubiacées, Verbénacées, Boraginacées, Polygonacées, Moracées, Légumineuses, et Passifloracées. Parfois ces domaties sont adaptées et la tige ou l'entre-nœud est renflé en fuseau, ou bien celle-ci ne subit aucune modification (certains *Clerodendrum*) et est simplement creuse à l'intérieur. Il est évident que dans le cas du *Clerodendrum* il ne s'agit en rien de cécidies, la confusion ayant été faite par Bequaert (1922) entre des cécidies réelles et fréquentes et la cavité caulinaire totalement indépendante.

Le cas du développement de galeries à l'intérieur d'un axe hypocotyle (*Myrmecodia*, *Hydnophytum*) représente l'évolution ultime des domaties caulinaires. S'agissant de plantes xérophytiques où tout est fait pour réduire la perte en eau, ces plantes ont pu être à l'origine des réserves aqueuses. Lorsque les galeries se sont développées et ont été occupées par des fourmis, l'utilisation par des lenticelles ou des racines internes des matières azotées a constitué un bénéfice réel pour la plante. Les fourmis ont profité du logement et des baies sucrées produites par la plante.

La majorité des pores d'entrée de ces plantes myrmécophiles semblent ou préformés ou tout au moins coïncider avec une zone de moindre résistance que la fourmi n'aura qu'à percer (*Cuviera*, *Uncaria*). Ce fait avait déjà été mentionné par Bequaert (1922) et a été réétudié par Schnell (1970) qui mentionne le cas des *Canthium* et des *Vitex* où les pores sont décalés de 90° d'un nœud à l'autre. Le cas des Rubiacées épiphytes est aussi évident. Les ouvertures sont préformées et existent avant toute intervention de fourmis. Notons que dans certains cas, les fourmis peuvent aider au creusement, comme dans le cas des cicatrices des pétioles des *Clerodendrum*. Comment les fourmis sont-elles attirées par les points de moindre résistance, les prostoma, devant constituer des pores ? On a émis parfois l'hypothèse de l'émission de kairomones spéciales, mais le fait s'il est vraisemblable doit encore être prouvé. On a aussi parlé de points fragiles détectés au toucher par les fourmis. Dans certains cas, il semble bien que le creusement s'effectue au hasard et est dû à l'initiative des fourmis. Là où des bourrelets cicatriciels existent autour du trou d'entrée, il semble y avoir intervention des fourmis même s'il s'agit d'une zone de moindre résistance.

Comme l'écrit Schnell (1970) « ces cavités caulinaires sont des structures naturelles, préformées, que les fourmis percent d'un pore et utilisent. Elles se différencient ainsi profondément des cécidies ».

Quand les *Acacia* américains ou africains sont semés en serre en Europe ou ailleurs, ils présentent d'emblée des épines stipulaires creuses et des pseudonectaires sans intervention de fourmis. Il en est de même avec tous les myrmécophytes tels *Tococa*, *Maieta* dont les domaties foliaires se forment avec ou sans les fourmis.

Des cas de domaties pétiolaires plus rares se rencontrent chez *Tachygalia* (Légumineuse américaine) et chez un *Nepenthes*, plante carnivore d'Asie tropicale.

Le développement interne des tubercules de *Myrmecodia* a été étudié par Treub (1883-1888) et plus récemment par Huxley (1978). Il a été mentionné dans le chapitre précédent et les cavités sont formées par les phellogènes et la subérisation du tissu. Il est vraisemblable que l'aération des tubercules se fasse non seulement par les

ouvertures naturelles mais aussi par les anneaux de pores (Beccari, 1884 ; Huxley, 1978) et les petites chambres qui entourent le tubercule (honeycombed chambers). Tout cela concourt à maintenir acceptable pour les fourmis la température intérieure de la plante.

L'anatomie de ces structures est assez mal connue. Bailey (1922) nous a donné une étude de quelques plantes congolaises, mais le travail n'apporte guère d'éléments nouveaux. Il reste aussi à connaître la nourriture exacte des fourmis hôtes. En dehors des corps nourriciers s'ils existent, de la nourriture animale, des pseudonectaires, des perlules, des Coccides et de leur sécrétions, que mangent les fourmis ? Il est difficile de le dire exactement. Certainement les fruits de certaines Rubiacées épiphytes qui sont sucrés et donc disséminés avec leurs graines, peut-être dans certains cas la moelle riche en glucides de certaines plantes, ou les fructifications du champignon qui pousse à l'intérieur des domaties. Des observations doivent être faites car sur beaucoup de points on en est encore réduit aux hypothèses. Les « pellets » de la poche infra-buccale ont été étudiés par Bailey (1922), mais sans grand résultat positif car rien finalement ne prouve que les fourmis dévorent réellement champignons et moelle.

Un dispositif très commun des plantes myrmécophiles est l'utilisation de racines internes qui absorbent les déjections de fourmis, l'eau, les sels minéraux et les résidus de l'humus et de fermentation des portions d'insectes, notamment les têtes, rejetés. Les racines internes existent chez *Myrmecodia* à tout le moins sur l'espèce qui pousse sur *Casuarina nodiflora* de Goroka à 1500 m dans les hautes vallées de la Nouvelle Guinée. Non seulement nous les avons vues mais encore nous les avons également photographiées. Par contre C. Huxley (1978-1980-1982) et Janzen (1982) ne mentionnent que des lenticelles dont le rôle doit être outre l'absorption des substances ammoniacales et de l'eau, l'absorption du CO₂, et de la vapeur d'eau. La même fonction d'absorption gazeuse est dévolue aux stomates internes des *Dischidia* alors que les racines issues du pétiole absorbent les matières dissoutes. Tous les *Dischidia* possèdent aussi des racines internes telles les *D. collyris* à feuilles apposées en valve de mollusque ou externes et collées aux arbres (*D. nummularia*). On trouve aussi des racines internes chez les fougères du genre *Lecanopteris* en Asie (Jermy & al., 1978) et *Solenopteris* en Amérique tropicale. On trouve aussi des trichomes absorbants aux mêmes fonctions que celles des racines chez *Tillandsia* ou *Cordia* et sans doute chez d'autres myrmécophytes plus mal connus. Il est difficile de dire si un tissu interne absorbe ou non les déjections des fourmis sans expérience avec les tracers. Schnell et al. (1966) souligne l'analogie de type structural que présentent les myrmécodomaties au sein d'une même famille. C'est certainement vrai pour beaucoup de Melastomatacées américaines (*Maieta*, *Tococa*, *Microphysca*, *Myrmidone*, *Clidemia*) qui ont des poches foliaires ou pétiolaires, mais ce n'est vrai que partiellement pour les Rubiacées. Si les domaties sont analogues pour les *Myrmecodia* ou *Hydnophytum* et voisines elles sont fort différentes d'un genre à l'autre et tous les systèmes y sont représentés.

Il est vrai que les analogies entre les domaties à fourmis et à acariciens sont étonnantes et comme l'écrit Schnell (loc. cit.) « La coexistence d'acarodomaties et de myrmécodomaties dans la famille des Sterculiacées, par exemple, paraît aussi devoir s'expliquer par l'homologie des deux sortes de formations ». Cependant l'homologie n'explique pas l'origine des structures qui ont beaucoup de choses en commun dont la pilosité exagérée.

Une dernière question se pose ? Pourquoi la localisation exclusive des domaties à fourmis dans les régions tropicales et pourquoi leur abondance plus grande en Asie et en Amérique ?

A la première question, on peut répondre que l'absence de froid permet aux fourmis de loger toute l'année dans une tige ou dans une feuille et aussi que l'évolution a une durée plus longue si elle n'est pas interrompue par l'hiver. Que l'on considère le nombre de générations chez un insecte des Tropiques comparé à une ou deux générations par an dans les régions tempérées. Il y a aussi la plus grande

diversité des fourmis et des plantes dans les Tropiques, ce qui permet plus de combinaisons et plus d'adaptations.

A la seconde question, il est difficile de répondre. Cependant, comme le souligne Schnell, l'arrivée de la grande forêt africaine à son emplacement actuel, succédant à une flore sèche, est relativement récente et le temps imparti à l'évolution est plus court. Il faut aussi probablement invoquer la moindre richesse de la flore africaine qui cependant a engendré des myrmécophytes intéressants, tels le genre *Barteria* dont l'association avec les fourmis semble bien développée et efficace.

La myrmécodomie, doit être très ancienne et elle a du évoluer avec les fourmis et les plantes à fleurs c'est-à-dire dès le Crétacé. C'est à cette époque que l'on trouve les premières fourmis fossiles. C'est cette longue évolution qui a produit tant de solutions différentes selon les plantes, aboutissant à un mutualisme tantôt précaire et imparfait, tantôt quasi parfait.

Il n'est cependant pas tout à fait exact de dire que les plantes à fourmis n'existent pas dans les régions tempérées : les nectaires extrafloraux y sont fort répandus moins cependant qu'aux Tropiques. Ce qui est inexistant dans les pays froids ce sont les myrmécodomaties.

2. PREADAPTATION DES STRUCTURES

Il est évident que dans presque tous les cas les structures habitées par les fourmis préexistent à leur arrivée et ne sont nullement induites par elles. Tout au plus, parfois, y ajoutent-elles des constructions pour parfaire l'abri, fermer partiellement l'orifice d'entrée, couvrir les nectaires extra floraux.

Comment expliquer cette évolution qui parfois atteint un degré de mutualisme ou de symbiose quasi-parfaits (*Acacia* américains, *Cecropia*, *Macaranga*, etc.) ? Nous verrons plus loin les théories diverses de la myrmécophilie et les tendances actuelles.

Faut-il y voir comme le suggère parfois Schnell l'occupation par les fourmis d'une plante préadaptée, au sens de Cuénot, à les loger ? Les fourmis ne seraient donc qu'un épiphénomène et profiteraient de l'aubaine : logement, solutions sucrées, corps à protéines, lipides. Cette explication est parfois tentante, mais elle dénoterait une évolution anarchique des plantes vers des structures inutiles aussitôt occupées par les fourmis qui en tireraient ensuite le meilleur parti.

Cette explication est certainement valable pour certaines espèces de *Clerodendrum* comme *C. fallax* où les tiges logent n'importe quelle fourmi, sans montrer aucune adaptation spéciale. Celles-ci pénètrent par les cicatrices des feuilles tombées. Elle n'est pas valable pour les autres espèces fistuleuses où l'entre-nœud gonflé montre une adaptation spéciale commune à beaucoup de myrmécophytes. Cependant la myrmécophilie des *Clerodendrum* reste douteuse, bien que la plupart possèdent des pseudonectaires qui attirent les fourmis.

L'idée de Schnell est donc que toutes ces structures (poches foliaires, rameaux enflés) ne sont pas apparus de novo, mais sont homologues de structures antérieures qui sont largement modifiées.

Cette vision de Schnell est aussi celle de Bailey (1922) qui écrivait que certaines plantes tendent pour des raisons qui sont à présent obscures à former des nectaires extrafloraux, des corps nourriciers, des prostoma, des feuilles à poches, des branches fistuleuses et autres domaties. Dans beaucoup de cas les fourmis utilisent ces avantages. Pour cet auteur cependant, les relations entre fourmis et plantes sont seulement un cas de parasitisme qui n'est avantageux que pour les fourmis.

Bien que cette opinion soit très discutable, vu les avantages réciproques indéniables de l'association, elle comporte parfois une part de vérité dans des cas limites où manifestement la plante ne présente aucune adaptation spéciale et est cependant exploitée par les fourmis.

3. THEORIES DE LA MYRMECOPHILIE

Durant une centaine d'années, les théories de la myrmécophilie se sont multipliées et il est évident que la tentation lamarckienne a tout d'abord prévalu.

Il ne faut pas cependant oublier les explications simplistes de Rumphius (1750) qui découvrit les *Myrmecodia* et les *Hydnophytum* et qui croyait que les gonflements du tubercule étaient produits par les fourmis, elles-mêmes nées de la génération spontanée. Le nidus formicarum niger serait *Hydnophytum amboinense* Beccari et le nidus formicarum ruber *Myrmecodia rumphii* Beccari, ces deux noms correspondant à la couleur des fourmis prédominantes.

D'autres observateurs crurent aussi à la génération spontanée par exemple Francisco Hernandez (1651) qui décrit l'*Arbor cornigera* ou l'*Huitzmamaxalli* des Aztèques. Hernandez pensait que les épines stipulaires, elles-mêmes, engendraient des fourmis : « generantur praeterea intra corniculas formicae quaedam tenues fulvaeque et nigricantes »

a. Théorie de Spruce et de Buscaloni ou des terres immergées

Après les précurseurs du 17^{ième} et du 18^{ième} siècle, Richard Spruce (1849-1864) le fameux explorateur de l'Amazonie et des Andes rencontra de nombreuses plantes myrmécophiles et son histoire est contée par Bequaert (1922). Lorsqu'il retourna en Angleterre, Spruce prépara un mémoire qu'il présenta à la Société Linnéenne le 15 avril 1869, mais ce travail fut refusé à la publication car la Société réclama des changements le jugeant trop lamarckien à son gré. L'article parut seulement en 1908. En gros, pour Spruce les fourmis ont provoqué des modifications qui sont devenues permanentes et sont même employées par les botanistes systématiciens. Pour Spruce, les fourmis ne sont pas plus utiles aux plantes que les puces ou les poux aux animaux qu'ils parasitent. Les plantes n'auraient donc pas d'autres ressources que de s'accommoder pour le mieux à leurs parasites. Le plus intéressant dans les théories de Spruce c'est que, le premier, il établit une relation entre la myrmécophilie et les zones inondées et les marécages des bords des fleuves. L'idée fut reprise plus tard par Buscaloni et Huber (1900) qui insistèrent sur les relations entre inondation et myrmécophilie. Pour ces auteurs, les fourmis n'auraient pas d'autre choix que de se loger sur les plantes, les fourmillières terrestres leur étant interdites par l'eau sous-jacente. Cette idée surtout basée sur des observations faites en Amazonie, où réellement beaucoup de plantes telles les *Tococa* et les *Maieta* sont inondées périodiquement et poussent en bordure des grands fleuves, ne tient pas à une observation plus poussée. Les myrmécophytes épiphytes sont nombreuses en Asie dans des régions sèches et les *Acacia* à stipules américains et africains poussent en une région semi-désertique. Disons que les myrmécophytes sont certainement liés à un sol pauvre, humide ou non, et survivent en des lieux peu favorisés telles les plantes insectivores par un apport d'azote supplémentaire. Ces théories comme la suivante n'expliquent en rien le mécanisme d'apparition des domaties.

b. Théorie finaliste de Belt, Müller et de Delpino

Pour Belt, l'association des *Acacia* et des fourmis est parfaite. En échange du logement (stipules creuses) et de la nourriture (nectaires et corps nourriciers), les fourmis défendent féroceement l'arbre occupé par elles. Pour Belt (1874) donc, la théorie finaliste l'emporte, mais il ne donne pas l'explication de l'évolution des structures. On verra que cette hypothèse de la symbiose est confirmée de nos jours, mais l'évolution en est encore discutée.

Fritz Müller (1880-1881) et A.F. Schimper (1888) montrèrent l'un et l'autre que dans le cas du *Cecropia* la myrmécophilie était une réelle symbiose. La protection des

fourmis est réelle et les corps nourriciers, les nectaires extra floraux, les domaties, n'ont d'autre raison que d'attirer les fourmis. La théorie de Schimper ne varie guère de celle de Belt.

Pour Delpino (1874) la fonction des nectaires extrafloraux est de placer les fourmis, les guêpes, comme gardes pour empêcher les parties tendres de la plante d'être détruites. En quelque sorte, la conclusion est analogue à celle de Belt et la finalité de l'association ne fait aucun doute surtout que la plante fournit logement ou nourriture.

Comme le rappelle Bequaert (1922), les théories finalistes de Belt, Delpino et Beccari ont été très critiquées par de nombreux auteurs : Müller (1893), Ule (1900), Rettig (1904), von Ihering (1907), Fiebrig (1909), Wheeler (1913). Les arguments avancés étaient que parfois les fourmis n'étaient guère agressives, en tout cas pas assez pour avoir produit par la sélection naturelle toutes ces structures compliquées. Concernant l'utilité des pseudonectaires chers à Delpino, M. Nieuwenhuis von Uxküll (1907), Gaston Bonnier (1879) et même plus récemment Vogel (1978) affirmèrent que ces organes auraient une seule fonction : l'excrétion du trop plein de sucres, peut-être pour concentrer dans la sève les matières azotées. Récemment un entomologiste anglais souleva le problème de l'utilité des pucerons et des cochenilles pour concentrer la sève (Owen, 1977 ; Jolivet, 1980). Actuellement, l'interprétation utilitaire de ces organes, sauf en de rares cas où la fourmi semble indifférente ou nuisible, semble l'emporter (Buckley, 1982 ; Bentley, 1982). C'est toute la question de savoir si les fourmis protègent la plante contre leurs envahisseurs vertébrés ou invertébrés. Le fait que certaines espèces soient tolérées ne signifie rien, c'est le résultat final qui tombe. Aucune défense n'est sacro-sainte et toujours quelques espèces tournent la barrière chimique ou biologique.

Comme l'a écrit Bentley (1977), un simple dérangement de l'activité des herbivores peut constituer une protection suffisante. Il est bien évident que l'invasion de fourmis même peu agressives sur un animal n'a rien de bien agréable.

c. Théorie lamarckienne de Beccari

Comme les théories précédentes, si séduisantes soient-elles ne proposaient aucune interprétation de l'origine de la myrmécophilie, Beccari, comme Spruce avant lui, n'hésita pas une seconde à attribuer l'origine de ces étranges myrmécophytes à l'hérédité des caractères acquis, c'est-à-dire aux conceptions de Lamarck. Les modifications de la tige, des stipules, des feuilles seraient ainsi dues aux stimulations et aux morsures des fourmis sur les tissus, stimulations qui auraient produit des réactions histologiques bientôt devenues héréditaires. Même l'ouverture creusée au début par les fourmis devient héréditaire par la suite. Même les corps nourriciers auraient été produits par le mâchonnement des fourmis. L'origine des tubercules creux des *Myrmecodia* n'aurait pas d'autre origine pour Beccari et la modification étant fixée, le tubercule peut croître à présent sans fourmis. Il est évident qu'à l'heure actuelle personne ne croit beaucoup à la théorie lamarckienne de l'évolution.

d. Théorie cécidienne de Chodat et de Carisso.

Cette théorie n'invoque même pas l'hérédité des caractères acquis, mais bien la répétition du même phénomène par la répétition des galles. Le système invoqué, peu défendable a priori, confond les galles abandonnées puis occupées par les fourmis (probablement le cas de quelques *Ficus* à tiges fistuleuses) et les véritables domaties où ni les fourmis, ni d'autres insectes n'ont participé. La théorie de Chodat est basée sur un voyage au Paraguay et sur une fausse interprétation des données. Les semis en serre des myrmécophytes montrent clairement que toutes ces structures se développent sans fourmis et sans piqûres d'insectes et font partie d'un patrimoine

génétique héréditaire. Cette théorie a été reprise sous une autre forme par Alluaud et Jeannel (1922) qui voient dans l'irritation causée par les fourmis la formation des épinnes stipulaires des *Acacia* africains. L'idée est que les fourmis seules forment la galle et non d'autres insectes. Cette hypothèse ne tient pas à l'épreuve et ne résiste pas aux recherches entreprises par Monod et Schmitt (1968) et Hocking (1970) sur les *Acacia* d'Afrique et encore moins à ce que l'on sait des espèces américaines.

Wildeman (1921) critique la théorie cécidienne de Chodat et Carisso. Il admet que la myrmécophilie est un phénomène très répandu chez les végétaux et qu'il ne peut être expliqué par une théorie unique. Pour lui, la myrmécophilie est « un parasitisme très néfaste au myrmécophyte » mais bien un phénomène héréditaire. Le même auteur (1931) reprend le cas peu clair de galle florale sur *Hibiscus* et y voit un aspect des domaties à fourmis ce qui est une confusion totale entre deux phénomènes complètement différents.

e. Sélection naturelle et Coévolution

C'est la théorie à laquelle Janzen (1965-1980) s'est attaché après de longues recherches sur les *Acacia* mexicains et les plantes africaines et asiatiques. Pour cet auteur, par suite d'une évolution parallèle entre fourmis et plantes, ou coévolution, une fixation de caractères utiles à la survie de la plante en sol appauvri (mangrove, épiphytisme, savane sèche, terres inondées) s'est développée. La plante profite des apports en substances ammoniacales des fourmis, de l'élagage des lianes parasites, de la défense contre les grands herbivores et les insectes phytophages. En échange, elle fournit nourriture sous forme de nectaires extra floraux, corps nourriciers, perlules, etc et logement. Il s'agit donc de plus qu'un simple mutualisme mais d'une réelle symbiose qui selon les plantes, les pays, les associations, les fourmis, peut être plus ou moins parfaite. Elle est cependant parfois très imparfaite, mais même dans le cas des pseudonectaires seuls, le plus souvent la plante semble y trouver son compte.

Que la fourmi soit agressive ou non, que les phytophages tolérés soient communs ou non, cela ne modifie en rien la conclusion. Le pouvoir répulsif des fourmis est suffisant en lui-même pour être efficace et de toute façon il y a toujours des phytophages qui s'arrangent des substances toxiques ou des fourmis. Certains sont indifférents, d'autres sont tolérés ou encouragés par les fourmis. Ce qui compte c'est le bilan définitif, l'avantage même relatif que la plante en tire.

Comme le rappelle Wilson (1971), il reste à estimer le degré d'intensité de la symbiose. Depuis Belt, Schimper, Wasmann, Safford on a toujours considéré que les fourmis protégeaient les plantes contre leurs ennemis naturels. Ces auteurs W.L. Brown les appelle protectionnistes. Tous ont suggéré qu'au cours de leur évolution, les *Acacia* ont développé les stipules creux, les corps beltiens, et les nectaires foliaires pour le bien des fourmis. Tout au contraire, les exploitationnistes représentés par E. Skwarra (1934), Barley et Bequaert (1922), Wheeler (1942) prétendent que les fourmis profitent simplement des structures disponibles. Janzen après de strictes expériences sur le terrain a pu prouver que réellement les fourmis procurent une protection vitale aux *Acacia* qui sans les fourmis dépérissent et meurent lentement envahis par les parasites et les végétaux grimpants. Les *Acacia* protégés résistent aux envahisseurs et les fourmis mâchent les végétaux parasites et les éliminent rapidement. Enfin la biomasse des *Acacia* non protégés diminue et ceux-ci ne sont bientôt plus capables de produire de graines. Les *Pseudomyrmex* des *Acacia* semblent être probablement aussi actives en repoussant les mammifères herbivores, mais cela reste encore à vérifier en détail. En Afrique, les *Barteria fistulosa* sont efficacement protégés contre les *Colobus satanus* (Mc Key, 1974) et les grands mammifères (Janzen, 1972) par les fourmis *Pachysima*. Les *Pseudomyrmex* des *Acacia* piquent durement et sont craintes par beaucoup d'animaux et même de l'homme. Ces fourmis, selon la nomenclature de Janzen, sont dites obligatoires et liées aux *Acacia* américains.

Beaucoup d'autres espèces de fourmis sont aussi obligatoires et, semble-t-il, défendent féroce­ment leur arbre ou leur plante. Beaucoup de ces espèces ont été étudiées par Janzen en Afrique ou en Asie. Citons parmi beaucoup d'autres, les *Pachysima* qui sont liés aux *Barteria* africains, les *Viticicola* liés aux *Vitex* du Zaïre, les *Azteca* attachés aux *Cecropia* américains, les *Crematogaster* des *Macaranga* asiatiques. Par contre, dans d'autres cas, il y a bien les fourmis habituées tels les *Iridomyrmex* des Rubiacées épiphytes asiatiques mais, à moins qu'il ne s'agisse de siblings, il n'y a pas, semble-t-il, de différences entre les espèces qui nichent libres dans les arbres ou dans d'autres plantes myrmécophiles (*Iridomyrmex myrmecodiae* et *Iridomyrmex cordatus*). D'autres espèces ont une fourmi type mais elle peut aussi être remplacée par de nombreuses autres espèces même sur son aire de répartition (*Hydnophytum*). Cela peut certainement expliquer pourquoi certains auteurs trouvent la fourmi d'un myrmécophyte peu agressive, d'autres la trouvent très vicieuse. Il ne s'agit pas toujours de la même fourmi. Nous reviendrons plus loin sur les fourmis des myrmécophytes dans le chapitre suivant.

En conclusion, la tendance actuelle de l'interprétation des structures myrmécophiles est celle de la coévolution, c'est-à-dire de l'évolution parallèle par sélection des structures qui profitent à la fois aux fourmis et aux plantes. Les expériences sur le terrain, et non plus comme autrefois des spéculations en chambre, ont abondamment prouvé que dans certains cas, l'association était une véritable symbiose. Dans d'autres cas, le mutualisme est moins complet, l'association plus lâche, les domaties moins parfaites. Cependant, même dans le cas de l'utilisation simple des pseudonectaires par les fourmis, la plupart des auteurs actuels y voient une association positive pour la plante et une protection efficace, malgré quelques cas plus douteux où la protection semble nulle.

CHAPITRE 10

COEVOLUTION SYMBIOSE ET COMMENSALISME LES FOURMIS-HÔTES LES MYRMECOPHYTES HORS DE LEUR PAYS D'ORIGINE

1. COEVOLUTION, SYMBIOSE ET COMMENSALISME

Le terme « coévolution » ou évolution parallèle de deux organismes vivants, en l'occurrence des insectes et des plantes vient du travail classique d'Erlich et Raven (1964) sur les interactions entre les papillons et les plantes. Bien que partant d'un exemple mal choisi, ce fut le premier essai de ce type et il engendra de nombreux travaux, symposia et discussions dont le classique « *Coevolution of Animals and Plants* » par L.E. Gilbert et P.H. Raven fut publié en 1975.

La « coévolution », définie par Janzen (1989) est « un changement évolutif dans un élément des individus d'une population en réponse à un élément des individus d'une seconde population, suivi par une réponse évolutive de la seconde population au changement de la première ».

Janzen critique les abus que ce terme a engendré, car, dit-il, une abeille n'est pas nécessairement coévoluée avec la fleur qu'elle pollinise, pas plus qu'une chenille ne l'est nécessairement avec son unique plante-hôte ou un Bruchide avec sa graine. Tout un lot de synonymies plus ou moins justes avec le mot coévolution ont été ainsi utilisées : interrétion, symbiose, mutualisme. Bien qu'explicitant parfois correctement les associations plantes-fourmis, ces termes ne signifient pas toujours qu'il y a eu une évolution parallèle entre la plante et l'insecte. Il est évident cependant que l'évolution entre certaines Orchidées et les abeilles qui les pollinisent est souvent un exemple parfait de coévolution (Dodson, in Gilbert et Raven, 1975), mais les plantes et les fourmis ne fournissent que de temps en temps de beaux exemples de coévolution. (*Cecropia*, *Acacia*, *Macaranga*, *Hydnophytum*, *Myrmecodia*, *Tococa*, etc.).

Dans beaucoup d'autres cas, les attaches sont plutôt lâches et les plantes dites myrmécophiles ne sont guère que des plantes occupées d'une façon opportuniste par n'importe quelle fourmi.

Disons qu'il n'y a réellement coévolution que lorsque l'habitat est préadapté, les pores d'entrées préformés, la nourriture sucrée, protéinique et lipidique fournie par la plante et que la fourmi est agressive, défend réellement la plante contre les phytophages, les grands herbivores et les lianes envahissantes. Seulement dans ce cas, on peut parler d'évolution parallèle, mais ces cas sont nombreux et surtout fréquents en Asie et en Amérique Tropicale, bien que l'Afrique en présente quelques cas indiscutables.

Wilson (1971), citant Janzen mentionne les éléments suivants caractérisant la myrmécophilie et les fourmis associées :

1. Structures creuses régulièrement présentes sur ou dans la plante vivante.
2. Fourmis de la même espèce ou de la même colonie habitant ces structures sur l'ensemble de la plante.
3. Nectaires extra-floraux régulièrement présents.
4. Fourmis habitant les tiges et patrouillant le feuillage.
5. Fourmis de taille moyenne ou grande, possédant un puissant moyen de défense chimique ou vulnérant (piqûre ou morsure). Chez des myrmécophytes asiatiques, les *Iridomyrmex* sont petites, mais sortant au moindre attouchement, elles protègent cependant la plante habitée.
6. Plante n'étant ni un arbre forestier pleinement développé, ni une herbe basse. Il est évident que les *Tococa* ou les *Clerodendrum* sont toujours au moins des arbustes.

7. Corps nourriciers présents sur les tiges, les feuilles ou les stipules.
8. Fourmis prédatrices ou actives nettoyeuses.
9. Fourmis et plantes se trouvant entre le Tropique du Cancer et celui du Capricorne, pas dans les déserts et pas en dessus de 2500 m d'élévation.

Cet excellent tableau mérite cependant quelques petites remarques. Tout d'abord, les *Acacia* vivent en Afrique Orientale ou en Amérique centrale en des régions qui, si elles ne sont pas désertiques, sont quand même des semi-déserts. Quand à l'altitude, il faut remarquer qu'il y a des exceptions : En sol tourbeux, de haute altitude en Nouvelle Guinée, les *Myrmecodia* et les *Hydnophytum*, Rubiacées épiphytes, deviennent terrestres. Leur myrmécophilie leur permet de subsister en sol appauvri, comme elle le permet aux plantes insectivores, telles les *Nepenthes* qui souvent voisinent dans les mêmes biotopes avec ces Rubiacées. Vers 3200 m, les *Myrmecodia* vivent encore en épiphytes sur *Podocarpus* dans des sous-bois de Rhododendrons. C'est généralement au dessus de 3500 m que ces plantes poussent à même le sol moussieux et sont encore fréquentées par les fourmis, différentes de celles vivant en basse ou moyenne altitude.

En gros, si les vraies myrmécophytes vivent en relation constante et mutualiste avec les fourmis, l'évolution qui a permis cette relation privilégiée a dû être longue et procéder par à coups. Elle a vraisemblablement débuté au Crétacé avec les plantes à fleurs et les fourmis. Bien que les Fougères soient infiniment plus anciennes que les Angiospermes, curieusement elles n'ont développé que peu d'adaptations de ce genre. Peut être parce que les fourmis sont loin d'être aussi anciennes et n'apparaissent sous une forme primitive, probablement pas sociale, que vers le milieu du Crétacé.

Il est aussi évident que dans le cas d'associations imparfaites, lâches, (certains *Clerodendrum*, par exemple) il peut s'agir d'une évolution en cours et non encore stabilisée. Les fourmis sont prêtes à occuper toute cavité disponible, éventuellement à aider à son creusement, mais les structures préadaptées, telles les renflements des branches ne sont certainement apparues que très tard dans l'évolution.

Hocking, in Gilbert & Raven (1975), a revu les problèmes de mutualisme entre les plantes et les fourmis et a étudié plus spécialement le problème des *Acacia* africains. Passons en revue à la suite de cet auteur les différentes relations entre plantes et fourmis.

Tout d'abord les plantes servent de nourriture aux fourmis. De carnivores beaucoup de fourmis sont devenues totalement ou partiellement herbivores et elles apprécient la sève, les sucs extraits des feuilles, le nectar floral (avec des restrictions) et le nectar extra-floral, les élaïosomes des graines, les graines elles-mêmes, les champignons, les étamines stériles. Par contre, le pollen semble peu consommé par les fourmis alors qu'il est communément consommé par nombre d'insectes, abeilles, papillons (Héliconiides, Micropterygidae) et même par certaines Araignées (Smith & al., 1984).

Fondamentalement, les fourmis sont des insectes qui habitent le sol et il est légitime de penser que celles-ci se sont plus tard adaptées à nicher dans les plantes et plus spécialement sur les arbres. Cette déduction semble moins logique si l'on considère que les fourmis descendent des guêpes dès la fin du Mésozoïque, mais

l'hypothèse inverse arbres puis sol, pour beaucoup de raisons, semble improbable. Le plus ancien fossile connu le *Sphecomyrma* date de 100 millions d'années, mais sa biologie ou sa sociabilité sont encore des énigmes. Il faut attendre l'Oligocène et surtout le Miocène pour avoir une idée de la vie coloniale (*Oecophylla* du Kenya, Wilson et Taylor, 1964), il y a 30 millions d'années.

N'importe quelle plante peut loger des fourmis si elle est vivace et si elle comporte des cavités. Il est évident que les associations durables sont les seules intéressantes ici quand elles comportent une fourmi spécifique dans un arbre spécifique, sur une base mutualiste.

De telles associations sont celles de *Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith avec *Acacia cornigera* Linne au Mexique, *Crematogaster mimosae* Santschi ou *C. nigriceps* Emery avec *Acacia drepanolobium* (Harms) en Afrique Orientale ; *Pachysima aethiops* (F. Smith) avec *Barteria fistulosa* Masters en Afrique occidentale, *Azteca* spp. avec *Cecropia* spp. en Amérique, *Iridomyrmex cordatus* (Smith) avec *Myrmecodia* et *Hydnophytum* dans le Sud-Est Asiatique.

Le cas des *Oecophylla* est l'exploitation pure et simple de la plante par la fourmi, même si celle-ci donne parfois une protection non négligeable contre les insectes phytophages.

On l'a vu précédemment les fourmis sont de piètres pollinisatrices car elles sont glabres, n'ont pas d'appareil de collecte du pollen, et n'ayant pas d'ailes à l'état d'ouvrières sont incapables de se mouvoir rapidement d'une plante à l'autre. En réalité, les fourmis pollinisent quelques plantes et nous verrons dans un autre chapitre quelques cas de cultures où les fourmis jouent un certain rôle.

C'est Janzen qui écrivait : Pourquoi les fourmis ne visitent-elles pas les fleurs ? Le problème a été fort discuté (Haber et al., 1981 ; Guerrant et al., 1981). Dès 1878, Kerner von Marilaun écrivait que du fait que les fourmis peuvent prendre le nectar sans effectuer la pollinisation elles n'étaient pas les bienvenues parmi les fleurs. De nombreux systèmes se sont développés pour empêcher les fourmis d'accéder aux fleurs : tiges gluantes, poils, pièges à eau, nectaires extra-floraux, substances désagréables dans le tissu floral, floraison tôt le matin quand les fourmis sont inactives du fait de la rosée, etc. Nous renvoyons au chapitre 4 pour tout ce qui concerne ce problème. C'est Van der Pijl (1955) qui créa le terme de myrmécophobie pour la répulsion des fleurs envers les fourmis. Stäger (1931) prétendait que des parfums et des huiles volatiles endormaient ou repoussaient les fourmis. Par la suite, de nombreux auteurs (Baker et al., 1978, Haber et al., 1981) émisent l'hypothèse que le nectar floral était toxique pour les fourmis.

Cependant il semble bien que les fourmis qui boivent directement au nectar floral soient relativement communes dans les Tropiques. Haber et al. (1981) trouvèrent par exemple qu'à Costa Rica le nectar floral de 21 plantes était accepté par les fourmis, bien que quelques uns de ces nectars contiennent des composés phénoliques et des alcaloïdes. Rappelons aussi qu'au Cap Vert, nous avons vu souvent la fourmi *Camponotus maculatus* (Fabricius) boire directement aux nectaires de *Clerodendrum fallax*, alors que *Pheidole megacephala* (F.) se contentait des pseudo-nectaires. Schubert et al. (1978), au Brésil, concluent que bien que les fourmis semblent être largement exclues des fleurs, les nectars répulsifs n'en semblent pas responsables. La conclusion de Guerrant et al. (1981) c'est que les nectars floraux sont agréables aux fourmis, mais que les tissus floraux sont plus ou moins répulsifs. La défense des plantes contre le vol du nectar par les insectes broyeurs relève plutôt de modifications chimiques ou morphologiques des fleurs que de la chimie du nectar floral lui-même.

Que les fourmis protègent les plantes qu'elles occupent n'est guère discutable et souvent celles des myrmécophytes sont agressives. Il en est souvent de même dans le cas des nectaires extra-floraux. Cependant il y a des exceptions et aucune protection n'est parfaite car la fourmi tolère parfois des indésirables. Nous avons vu auparavant que l'agressivité variait d'une plante à l'autre et même d'une région à l'autre. Le manque de concordance entre les observateurs résulte souvent de la différence

spécifique entre les espèces occupantes ou entre des « siblings » dont la taxonomie est encore mal connue.

Enfin on l'a aussi déjà vu le simple fait de sortir en masse des domaties au moindre attouchement peut constituer un répulsif suffisant.

Rappelons aussi que la plupart des auteurs actuels (Bentley, 1977, Elias, 1980, Scott, 1979) après de longues études sur diverses plantes produisant du nectar extrafloral concluent que la présence de nombreuses fourmis sur une plante réduit les activités des insectes phytophages et augmente la capacité reproductrice de la plante par l'accroissement des fruits et des graines (*Bixa orellana* L., *Leonardoxa africana*, *Banksia* spp.). S'agit-il aussi de coévolution ? Il ne le semble guère, mais on peut considérer le phénomène comme un début de mutualisme. Scott (1981) étudiant aussi la protection de *Alyogyne hakeifolia* (Giord.) (Malvacées) par les fourmis conclut que le degré de protection obtenu dépend surtout de l'espèce de fourmi présente. Contrairement aux myrmécophytes à domaties, les nectaires extra-floraux ne présentent aucune spécificité quant aux fourmis qui les fréquentent.

Les fourmis disséminent aussi les graines (ou les dévorent) mais il est également possible que la disposition des élaïosomes procède aussi d'une sorte de coévolution. Bien qu'il y ait une tendance à ce que les grandes fourmis disséminent les grandes graines et vice versa (Beattie et al., 1979), il n'y a aucune spécificité fourmi-graine.

Définie par Berg (1981) comme étant « la dissémination des diaspores (graines) par les fourmis, grâce à la présence d'un tissu attractif l'élaïosome », la myrmécochorie ne s'est nulle part aussi développée qu'en Australie. Il y a environ 5,5 % de myrmécochores en Suisse et 3,6 % dans la garrigue méditerranéenne alors qu'en Australie environ 1500 espèces de plantes vasculaires (87 genres et 24 familles) sont myrmécochores. Moins de 300 espèces sont connues du reste du monde. Ceci explique l'intérêt extrême que les entomologistes et les botanistes australiens ont toujours porté à la myrmécochorie.

Revenons à présent aux *Acacia* ; Comment ces associations et ces modifications morphologiques ont-elles évolué ? Il semble bien que les *Acacia* est-africains ont été soumis à la pression des grands Ongulés et que ceux du Nouveau Monde ont été soumis à celle des *Atta*.

Hocking émit une hypothèse (1970-1975) sur cette évolution. Les gonflements des épines stipulaires des *Acacia* africains auraient commencé comme galles d'Homoptères, peut-être d'Aphides. La sensibilité de la plante à ce stimulus initial aurait été fortement sélectionnée à cause du grand avantage conféré à la plante par les fourmis occupantes secondaires de la galle. Si le seuil de réponse devint assez bas, les fourmis auraient pu remplacer les Homoptères. La diversité des types d'épines peut être due à la diversité des Homoptères, puis des fourmis associées. Hocking compare cette étrange théorie à l'effet Baldwin ou de l'assimilation génétique utilisé parfois pour expliquer les callosités des autruches nouvelles-nées.

Nous revenons ainsi à la théorie cécidienne des domaties, cependant modifiée par une intervention génétique. Bien que différant essentiellement des précédentes (occupation par les fourmis des galles étrangères), cette hypothèse ne tient guère plus que les autres, car la difficulté d'expliquer de cette façon la fixation des galles transmises héréditairement aux fourmis semble insurmontable.

Comme le souligne Hocking (1975), le sucre (glucose) mis à la disposition des fourmis par un *Acacia* moyen grâce aux nectaires foliaires et aux cochenilles des épines atteindrait 65 % des besoins énergétiques de ces fourmis. Ceci est considérable. Il est évident que le vol nuptial en consommerait plus.

Les opinions, nous l'avons vu, ont évolué à propos des myrmécophytes depuis Hernandez (1651). On a dit que les fourmis exploitent les arbres, que l'association était mutuellement avantageuse, qu'elle résultait d'un accident (galles), etc. Personne, comme le souligne Hocking (1975) n'a jamais osé dire que les arbres exploitaient les fourmis.

Les conclusions de Janzen (1967) avec les *Acacia* mexicains et celles de Hocking (1970) avec les espèces d'Afrique Occidentale coïncident en ce que les arbres

fourniraient aux fourmis des conditions de logement idéales (température, humidité, protection de la pluie). Hocking a même noté en Afrique une corrélation approximative entre la couleur des pseudo-galles et l'altitude : de blanches au niveau de la mer, elles noircissent à partir de 1200 m. D'après cet auteur, ceci serait en rapport avec la température, les boursoufflures blanches chauffant moins que les noires au soleil et les grandes moins que les petites.

Janzen (1967-1968) a pu aussi prouver à la suite d'expériences suivies que les fourmis sur les *Acacia* mâchent et détruisent les lianes parasites et la végétation environnante et enlèvent les épiphylls et les spores de champignons de la surface des feuilles. Pour beaucoup d'autres plantes les fourmis les enrichissent en matières azotées. Ce n'est pas le cas avec les *Acacia*. En définitive, il semble bien que dans certains cas la coévolution puisse être invoquée, bien que ce terme couvre une suite mystérieuse d'actions et de réactions durant un temps d'évolution relativement court, une centaine de millions d'années.

2. VARIÉTÉ DES ADAPTATIONS

Dans les précédents chapitres, nous avons passé en revue les diverses solutions « trouvées » par les plantes pour produire les domaties (foliaires, caulinaires, pétiolaires, stipulaires, bulbaires, etc.). En réalité, tous ces systèmes varient d'un genre à l'autre, voire d'une espèce à l'autre.

Dans une même famille, les Rubiacées, les systèmes produits varient non seulement d'un continent à l'autre, mais même à l'intérieur d'un même genre. Par exemple, certains *Macaranga* (Euphorbiacées) d'Asie présentent des domaties caulinaires, alors que certaines espèces d'Afrique ont des stipules contournées en urnes et habitées par des fourmis du même genre qu'en Asie (*Crematogaster*).

En réalité, les espèces asiatiques de *Macaranga* diffèrent même entre elles, bien que toutes aient des tiges creuses dans lesquelles les fourmis élèvent des cochenilles. Chez quatre espèces, *M. triloba*, *M. cornuta*, *M. griffithiana*, *M. kingii*, les corps nourriciers sont produits par la face inférieure des stipules retournées. Chez *M. hosei* et *M. maingayi*, ces corps nourriciers se rencontrent sur la face supérieure des jeunes stipules en dessus des jeunes feuilles qui couvrent le bouton. Enfin, chez d'autres espèces, comme *M. hypoleuca*, les corps nourriciers se trouvent en dessous des jeunes feuilles. Dans tous les cas, ils se trouvent protégés de la pluie qui risquerait de les entraîner. Les jeunes pousses de *Macaranga* ont déjà les entre-nœuds habités par les fourmis avant d'atteindre 30 cm de hauteur. Comme mentionné plus haut, seuls les *Crematogaster* habitent les entre-nœuds bien que de nombreuses autres espèces de fourmis visitent les glandes et les corps nourriciers.

L'exemple du *Macaranga* montre donc la variété extrême des solutions proposées selon les espèces, toutes cependant logeant les fourmis, celles d'Asie à l'intérieur des tiges.

La variabilité de ces caractères, comme les poches des Mélastomatacées, les épines des *Acacia*, sont bien des caractères myrmécophiles, mais ils sont tellement constants, selon les espèces qu'ils constituent des critères taxonomiques employés par les botanistes.

Quand à la variabilité individuelle au sein des espèces, elle est parfois très grande, telle celle des *Acacia* africains dont les épines varient en taille, forme, parfois chez un même *Acacia* ceci même en l'absence de fourmis.

Un autre problème déjà traité est la perte progressive des caractères myrmécophiles d'une espèce endémique lorsqu'elle est distribuée dans une région où la pression évolutive est diminuée ou nulle. L'exemple des *Cecropia* est présent à tous les esprits en Amérique du Sud. C'est, semble-t-il, l'absence d'*Azteca* aux Antilles qui est responsable d'une diminution graduelle des caractères myrmécophiles de *Cecropia peltata* (perte des trichilia). Pour Janzen (1973), *C. peltata* survivrait parfaitement aux

Antilles sans ses gardes du corps car la compétition est moindre en milieu insulaire.

Il y a aussi une petite variation individuelle de la taille et de la localisation des poches foliaires chez les diverses espèces à domaties foliaires (*Cola*, *Maieta*).

Il faut attendre que les myrmécophytes soient mieux connues pour apprécier la variabilité des caractères incriminés. Qu'ils soient fixés génétiquement ne fait aucun doute, mais leur variation reste encore à analyser.

3. LES FOURMIS-HÔTES

Comme on l'a vu plus haut, le lien entre le myrmécophyte et la fourmi est parfois étroit, parfois il est plus lâche ou la fourmi peut varier selon la région. Par exemple, les *Iridomyrmex* des *Myrmecodia* semblent assez constants, à l'exception d'une petite variation spécifique en fonction de l'altitude en Nouvelle-Guinée, mais les *Hydnophytum* présentent outre l'*Iridomyrmex cordatus* (Smith) une extrême variété d'espèces selon les régions : *Crematogaster*, *Monomorium*, *Tapinoma*, *Camponotus* (P. Jolivet, 1973).

A propos des fourmis trouvées dans les Rubiacées épiphytes, *Myrmecodia* et *Hydnophytum*, Huxley (1978-1980-1982) cite un grand nombre d'espèces d'après sa propre expérience et la littérature : un *Ancyridis*, 4 *Camponotus*, 3 *Crematogaster*, 3 *Iridomyrmex*, 1 *Paratrechina*, 4 *Pheidole*, 1 *Poecilomyrma*, 1 *Solenopsis*, 1 *Strumigenys*, 1 *Technomyrmex*, 1 *Tetramorium*, soit en tout 21 espèces auxquelles il faut ajouter 1 *Vollenhovia* capturé d'un *Hydnophytum* en Nouvelle-Guinée en altitude au dessus de 2000 m, le *Monomorium* et le *Tapinoma* que nous avons capturé à Bangkok dans un *Hydnophytum*. Cela fait en tout 24 espèces ce qui est loin du chiffre record de 62 espèces récoltées chez *Cecropia*, *Pourouma* et *Coussapoa*. Notons que toujours d'après Huxley, *Iridomyrmex cordatus* (= *I. myrmecodiae*) semble être l'espèce dominante en plaine, remplacée en altitude et en forêt humide par *I. scrutator* ou voisin. Ces fourmis, rappelons le, sont carnivores (Coccides) mais se nourrissent également de nectar floral et des fruits des Rubiacées, du miellat des Coccides. Ces fourmis construisent parfois des couloirs de carton sur les plantes épiphytes soutenus par les épines dans le cas des *Myrmecodia* où parfois des graines germent. Rappelons que *Iridomyrmex cordatus* habite également la fougère *Lecanopteris* et l'Asclépiadacée *Dischidia rafflesiana*. Kohl (1909), Wheeler (1912) et Schnell (1970) soulignent la concordance entre l'aire des *Pachysima* avec celle des *Barteria* africains. Schnell voit dans ce lien étroit et l'agressivité dont font preuve les *Pachysima* contre les intrus une réelle symbiose.

Schnell (1970) souligne également que la spécificité des fourmis et des plantes-hôtes peut parfois être mise en défaut comme dans le cas d'*Engramma kohli* Forel observé à la fois chez *Cola marsupium*, *Scaphopetalum thonneri* (Sterculiacées) et *Canthium* (Rubiacees) et de *Crematogaster africana* trouvé chez *Canthium* et *Cuviera* (Rubiacees) et *Macaranga* (Euphorbiacees).

Le fait que certaines fourmis semblent agressives, d'autres moins, d'autres pas du tout, ne signifie pas grand chose. Tout d'abord, dans les associations spécifiques entre plantes et fourmis, la fourmi est toujours agressive et, semble-t-il, efficace à défendre la plante. Dans les autres cas, tout dépend de la fourmi ou de sa remplaçante, mais selon le principe qu'une nuisance puisse agir en tant que repoussoir, l'efficacité de la défense est à réétudier. Il est certain que dans le cas des nectaires extra-floraux, la fourmi peut être agressive, moyennement agressive ou même indifférente.

Le problème de la disposition régulière des pores des domaties caulinaires a été aussi repris par Schnell (1970). Il est parfois lié à l'anatomie de la plante (*Cuviera* ou *Vitex*), où à la chute des feuilles et donc à la cicatrice pétioleaire (Jolivet, 1983), mais une question subsiste : Comment les fourmis découvrent-elles cet emplacement de moindre résistance en quelque sorte préadapté ? Certains (Wheeler) pensèrent que la

fourmi se guidait par ses impressions tactiles. Actuellement (voir plus haut) on pense plutôt à une kairomone émise par la plante à cet endroit.

Il est très probable que les fourmis se nourrissent d'autre chose que des glucides des pseudonectaires, des pucerons, ou des corps nourriciers, mais empruntent à la plante d'autres corps lipidiques ou sucres avec les perlules et certaines parties de la moelle des tiges. Beaucoup de points restent encore obscurs dans la nutrition des fourmis chez les myrmécophytes : champignons, nectar floral, etc. Une chose semble assez constante à l'intérieur des domaties caulinaires, ce sont les dépressions ou fentes parfois avec pores de sortie, occupées par les Coccides et sans doute choisies et creusées par les fourmis pour mettre en contact les Homoptères avec les tissus nourriciers et éventuellement produire une hyperplasie des tissus sucrés.

Wilson (1971) citant Janzen décrit la fondation de la colonie de *Pseudomyrmex ferruginea* dans l'un des *Acacia* qu'elle occupe. Après le vol nuptial, qui se produit durant n'importe quel mois de l'année, la reine se pose, détache ses ailes et recherche un nid, en l'occurrence une épine inoccupée. La reine perce donc un trou circulaire près du sommet de l'épine et y pénètre. Durant la fondation de la colonie, la reine quitte son nid continuellement, cherchant de la nourriture pour elle-même et pour le couvain, à partir des nectaires et des corpuscules beltiens.

La reine pond de 15 à 20 œufs et élève son premier couvain tandis qu'elle va et vient à l'extérieur. Le développement semble assez court et la population s'accroît rapidement. En six ou sept mois, il y a déjà 150 ouvrières et 3 mois plus tard 300 individus environ. La population des ouvrières passe de 1100 en deux ans à 4000 en trois ans. La colonie la plus importante récoltée par Janzen contenait 12.269 ouvrières et une seule reine. Avec les vieilles colonies, la reine est entourée des ouvrières, de masses de centaines d'œufs et de jeunes larves.

La production de mâles et de reines vierges commence durant la seconde année. Les ouvrières au début quittent la protection de l'épine stipulaire seulement pour chercher le nectar et les corps beltiens et pour prendre possession des épines voisines. Les *Pseudomyrmex* ne commencent à patrouiller les épines voisines que lorsque la colonie atteint 50 à 100 individus. Plus tard, avec 200 à 400 individus, les ouvrières deviennent plus agressives et commencent à attaquer et à détruire les autres petites colonies et à repousser les insectes phytophages. Finalement, la colonie dominante prend possession de l'arbre entier. Quelques colonies étendent leur territoire sur d'autres *Acacia* voisins. Les larves sont nourries presque exclusivement des corps beltiens d'une façon très particulière décrite par Wilson (1971).

Rappelons que d'après Janzen (1973), la colonie de *Pseudomyrmex ferruginea* est strictement monogyne, tandis que chez d'autres espèces dont *P. venefica*, la colonie est polygyne. D'après Janzen, l'évolution de la monogynie à la polygynie représente un avantage pour les *Acacia*, car la fourmilière croît plus rapidement et est capable de protéger l'arbre après 3 à 5 mois au lieu de 9 mois environ.

De cette façon, la colonie croît en des proportions énormes, couvrant des centaines d'arbres, sans agressivité entre les habitants des différents arbres, formant ainsi une seule et gigantesque fourmilière.

Janzen (1975) signale un « parasite d'un cas de mutualisme », c'est-à-dire le cas de la fourmi *Pseudomyrmex nigropilosa*. Cette fourmi récolte la nourriture des *Acacia*, diminue le nombre des occupants légitimes de l'arbre, mais ne nettoie pas ou ne défend pas l'arbre sur lequel elle vit. Son occupation n'est que temporaire, mais elle laisse l'*Acacia* mourir tout doucement. Quand des animaux d'une espèce phytophage approchent, elle se réfugie sous les feuilles ou s'enfuit à l'intérieur des épines. Elle a cependant le temps de se reproduire et de produire des sexués avant la disparition de l'arbre. Notons aussi que Keeler (1981) a signalé au Costa-Rica, une infidélité de *Pseudomyrmex belti* Emery envers les nectaires d'*Acacia collinsii* Safford. En effet, la fourmi collecte aussi le nectar extra-floral de la liane ligneuse *Ipomoea carnea*. Il semble que sur les vieux *Acacia*, la quantité de sucres soit insuffisante pour la croissance normale de la colonie.

Le cas de *Pseudomyrmex ferruginea* est celui d'une reine unique. Dans d'autres

cas, la polygynie est la règle, comme avec les *Iridomyrmex* des *Myrmecodia*. Généralement, la même colonie vit sur le même arbre, par exemple, un *Casuarina* et les reines sont réparties dans des plantes hôtes différentes (polycalie) occupant toute cavité qui d'ailleurs s'ouvre d'elle même dans les jeunes plants qui germent sur le tronc. Un va et vient incessant d'ouvrières a lieu le long du tronc joignant les plantes-nids et les jeunes pousses. Chaque plante constitue donc une calie. Nous avons très souvent observé ces mouvements à Goroka dans les Highlands de la Nouvelle Guinée. Généralement, les jeunes plantes sont occupées par une reine et 3 ou 4 ouvrières qui deviennent de plus en plus nombreuses au fur et à mesure de l'accroissement du logis vivant.

Il semble également que les colonies d'*Iridomyrmex cordatus* occupent non seulement un arbre (avec toutes les épiphytes), mais aussi les arbres voisins (Janzen, 1974). Cela est possible comme à Goroka où les *Casuarina* sont souvent plantés en groupe dans les jardins.

Dans le cas des *Barteria* (Flacourtiacées) en Afrique, un vieil arbre peut être considéré comme étant le domicile d'une seule colonie de *Pachysima aethiops* (Emery) qui résulte soit de la croissance progressive d'un petit nid fondé par une reine, soit de la fusion de plusieurs nids commencés indépendamment par un certain nombre de reines. Après le vol nuptial, la reine pénètre dans un entre-nœud creux en perçant la paroi en un point de moindre résistance. L'ouverture se referme par la croissance d'un calus et de fines particules apportées par la reine. Celle-ci reste donc enfermée. La reine survit seule, pond des œufs et les larves se développent. Un vieil arbre est finalement occupé par une seule colonie qui peut atteindre de 1000 à 4000 individus. Les ouvrières nettoient les entre-nœuds, élargissent les trous de sortie et percent les septa qui forment les partitions. Il s'agit très certainement de pléométriose secondaire ou alliance de plusieurs reines pour la fondation d'une colonie, chaque colonie ayant commencé indépendamment (Bequaert, 1922).

Seules les *Pachysima aethiops* (F. Smith) et *P. latifrons* (Emery) sont des fourmis dites « obligatoires » au sens de Wheeler des *Barteria*. Les autres comme *Tetraponera anthracina* (Santschi), *T. mocquersyi* (E. André), *T. oberbecki* (Forel), *T. ophthalmica* (Emery), *T. prelli* (Forel), *Crematogaster excisa impressa* (Emery), *C. impressiceps* (Mayr), *C. striatula* Emery sont des fourmis accidentelles et remplacent seulement de temps en temps les *Pachysima*.

Von Thering (1907) pense que *Cecropia adenopus* Miquel (Urticacées) est peuplé de cette façon par *Azteca mülleri* mais dans ce dernier cas toutes les reines, sauf une, habitant le même arbre sont tuées par les ouvrières.

Dans le cas de *Viticicola tessmanni* (Stitz), habitant *Vitex staudtii* Guerke (Verbenacées), une seule colonie polygyne peuple la plante, car les septa sont abattus par les ouvrières. Il y a donc une ou plusieurs reines aptères et un certain nombre de femelles aptères ergatoides fertiles. La colonie commence probablement comme dans le cas de *Barteria* par pléométriose secondaire ou fusion de colonies isolées, chacune ayant commencé par une reine fécondée dans les diverses branches. Dans le cas de *Vitex*, les fourmis nettoient ce qui reste du tissu médullaire, en laissant une couche périphérique un peu au dessus du nœud. Sans doute, cette constriction est laissée pour soutenir le couvain qui risquerait de tomber à l'intérieur des branches verticales.

Dans le cas de *Cuviera angolensis* Hiern du Zaïre (Rubiacées), la fourmi-hôte peut varier à l'intérieur des renflements caulinaires. Généralement il s'agit d'un *Crematogaster*, mais Bequaert (1922) y a aussi trouvé *Cataulacus pilosus* Santschi et *Technomyrmex hypoclinoïdes* Santschi. Dans le cas de *Crematogaster* chaque renflement abrite une colonie séparée, avec sa reine, ses ouvrières et le couvain. Il n'y a donc pas de fusion entre les colonies (pléométriose) comme chez *Barteria* et *Vitex*, mais il n'y a pas d'animosité entre les diverses colonies d'un même arbre. Une observation intéressante de Bequaert, c'est que dans une cavité occupée seulement par un Coléoptère, il y avait aussi des Coccides ce qui prouve que les Homoptères y avaient pénétré sans l'aide des fourmis.

A ce propos, il est bon de noter que dans le cas des *Acacia* africains, il y a souvent

des symphiles et des synoécètes, élevés ou tolérés par les fourmis et parfois il s'agit de Coléoptères Chrysomélides (Eumolpines, Clytrines, Crytocéphalines) trop gros pour sortir d'eux-mêmes par le trou d'entrée.

Très probablement, ces Coléoptères ont été introduits dans le nid à l'état d'œuf par les fourmis comme cela se passe avec les Clytrines dans les fourmilières normales (P. Jolivet ; 1952).

Chez les *Triplaris americana* Linne (Polygonacées) d'Amérique Tropicale, les arbres sont souvent occupés par une grande colonie de *Pseudomyrmex*, sans doute fondée par pléomérose. Ces fourmis sont très agressives et mordent avec férocité. Les *Pseudomyrmex* spp. ne sont pas les seuls hôtes des *Triplaris*, car on y rencontre aussi des *Crematogaster*, des *Pheidole*, des *Tapinoma*, des *Iridomyrmex* et des *Azteca*.

Il faut cependant noter que seules certaines fourmis sont réellement associées obligatoires avec les myrmécophytes. Généralement des fourmis telles que *Crematogaster*, *Tetraponera*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Tapinoma* et d'autres encore cherchent seulement des cavités qu'elles soient. Il est très rare qu'elles défendent la plante. Seules des fourmis comme les Pseudomyrmecinae (*Pseudomyrmex*, *Pachysima*, *Viticicola*), les Dolichoderinae (*Azteca*) nichent presque exclusivement dans des plantes adaptées, de véritables myrmécophytes.

Les adaptations des plantes aux fourmis sont parfois très poussées car dans le cas des *Tococa* (Mélastomatacées) citées par Dumptert (1981), la division des poches foliaires est poussée à l'extrême. Par exemple, les fourmis habitent souvent une poche sur deux, l'autre sert d'« étable » à Pseudococcides. D'autres poches servent de latrines et de poubelle, mais on ne sait pas encore s'il y a ou non absorption par la plante des matières azotées comme dans le cas des *Tillandsia* ou des *Myrmecodia*. Cela ne pourra être prouvé que par l'emploi des traceurs radio-actifs, mais cela semble peu probable. Un point intéressant, c'est l'avantage que les fourmis ont tiré d'une particularité anatomique de certaines poches foliaires, tapissées de crochets à l'intérieur. Les fourmis suspendent leurs larves sur ces poils fins.

Il résulte des recherches de Janzen (1969) et de Downhover (1975) que les *Cecropia* sont bien protégés par les fourmis qui dégagent également la plante des végétaux envahissants. Ce fait est bien connu chez les *Acacia* et les *Barteria* et il doit être bien plus général. Le sol est dégagé sur un rayon de 5 à 6 m autour de l'arbre pour le *Barteria* (Kohl, 1909, Bequaert, 1922).

Rappelons que la production de corps nourriciers chez *Piper cenocladum* (Piperacées) est liée à la fourmi *Pheidole bicornis* mais il n'est pas clair si la fourmi aide la plante. Le système ne semble pas avoir coévolué, bien que des études ultérieures soient nécessaires pour le préciser. Le *Cecropia peltata* du jardin des plantes de Paris, sans doute originaire de Guyane, semble avoir perdu son trichilium et ses corps nourriciers. Est-ce dû à l'absence de fourmis *Azteca* ? Aucune fourmi ne le fréquente bien que des espèces locales soient abondantes dans les serres. On sait que les *Cecropia* perdent progressivement ces organes dans les Antilles avec l'absence de la fourmi et la réduction de la compétitivité dans les îles.

Cette remarque nous conduit au paragraphe suivant : le comportement des myrmécophytes là où elles ont été importées qu'elles soient devenues spontanées ou non.

Enfin, une dernière question : Comment les fourmis choisissent-elles leurs plantes ? Jaisson et al. (1981) suppose que chez *Pseudomyrmex ferruginea* il existe une programmation stricte de sa préférence environnementale. Il émet pourtant l'hypothèse en 1980 que la préférence d'une fourmi pour une plante peut être induite sur la base d'un entraînement préalable à un stimulus botanique. Selon cet auteur, une expérience antérieure peut induire une préférence d'environnement et peut ainsi expliquer les associations spécifiques qui existent dans la nature entre certaines fourmis et certaines plantes. Si discutable que soit cette hypothèse, il n'en reste pas vrai qu'elle est certainement vérifiable pour certains myrmécophytes tels certains *Clerodendrum*, au moins pour les moins différenciés d'entre eux.

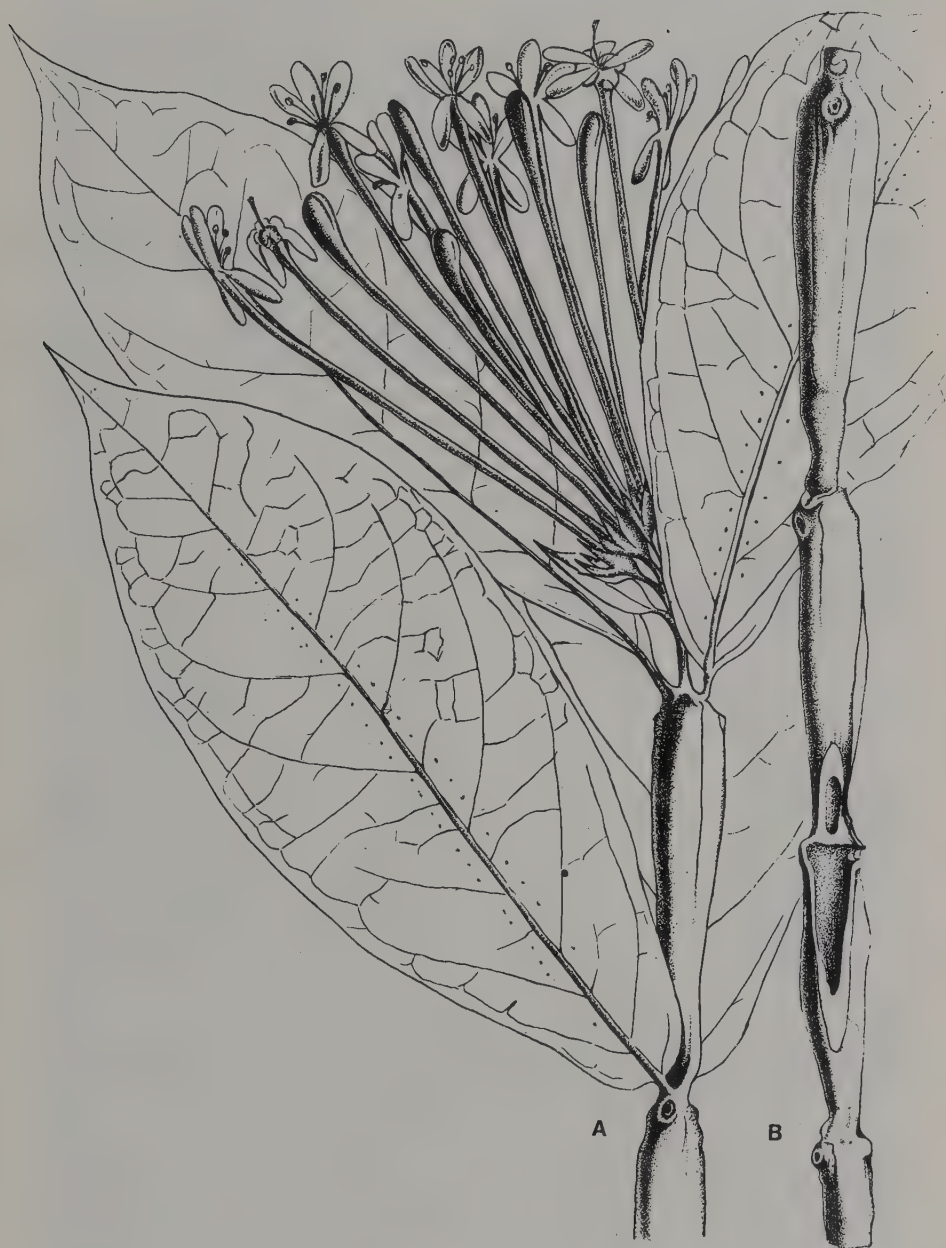


Fig. 41 — *Clerodendrum fistulosum* Beccari (Verbenacées). A : Portion terminale d'une tige. B : autre portion d'une tige avec une ouverture dans deux internodes pour montrer les cavités qui sont en communication entre elles (d'après Beccari, 1884).

4. LA MYRMÉCOPHILIE HORS DU PAYS D'ORIGINE DES PLANTES

Beaucoup de plantes myrmécophiles ont été importées hors de leur pays d'origine, soit pour leur beauté (*Clerodendrum*), soit par simple curiosité botanique et beaucoup d'entre elles ont été cultivées en serre en pays tempéré. L'exemple des serres est un très mauvais exemple, car l'utilisation d'insecticides non seulement détruit les fourmis originales qui auraient pu avoir survécu à l'intérieur de la plante (*Hydnophytum*, *Schomburgkia*), mais empêche les fourmis terricoles de les fréquenter. Il n'y a pas d'exemple connu actuellement de colonisation parfaite d'un myrmécophyte asiatique par une fourmi américaine et vice-versa.

Les *Acacia* d'Afrique Orientale plantés à Dakar dans le jardin de l'IFAN (*A. drepanolobium*, *A. zanzibarica*, *A. seyal* var. *fistula*) n'ont jamais été colonisés par les fourmis locales bien que les nectaires extra-floraux existent parcimonieusement. Les épines stipulaires restent vides bien qu'ouvertes et disponibles.

Les *Clerodendrum* (Verbénacées), à cause de leurs nectaires extra-floraux, sont visités à l'étranger par les fourmis locales. Par exemple, Wheeler (1942) mentionne *Clerodendrum siphonanthus* R. Brown, espèce asiatique importée à Panama, se peuplant aussitôt de *Pseudomyrmex gracilis* et d'*Azteca velox* attirés par les cavités et les cochenilles. Delpino (1886) a observé des pieds de *Clerodendrum fragrans* importés au Brésil, peuplés de fourmis agressives, mais là il s'agit de visite de nectaires et non de la colonisation de la tige, celle-ci n'étant jamais creuse. Le cas de *Clerodendrum fallax* Lindley, originaire de Java et spontané aux îles du Cap Vert, est remarquable (Jolivet, 1885). Nous l'avons observé aux Iles du Cap Vert où il est fréquenté par deux fourmis *Pheidole megacephala* (Fabricius) et *Camponotus maculatus* (Fabricius). Seulement la première a colonisé la tige creuse et semble défendre la plante contre les herbivores bien que son goût soit repoussant et ses feuilles contiennent des diterpènes, dont l'anti-feeding effect est bien connu.

En gros, les *Clerodendrum* qui présentent des tiges creuses et des nectaires extra-floraux semblent attirer les fourmis étrangères, mais ces plantes ne constituent pas un exemple de myrmécophyte évolué et seulement un essai non spécialisé, sauf dans le cas d'espèces à tiges bombées comme *Clerodendrum fistulosum*.

Penzig trouva les cavités caulinaires de *Triplaris americana* Linne, espèce américaine, cultivé à Buitenzorg (Bogor) occupée par *Dolichoderus bituberculatus* (Morteo, 1904). *Cecropia* d'après le Prof. Ho (communication personnelle) est cultivé au jardin botanique de Hanoi. Nous ne l'avons pas vu et il est probable qu'une fourmi locale l'ait colonisé. Cependant, il est très rare que des fourmis attirées par des nectaires extra-floraux, s'installent à l'intérieur des cavités ou si elles le font elles ne s'attaquent pas généralement aux corps nourriciers. Manifestement, la coévolution n'est pas en place et les rapports fourmis-plantes sont encore très maladroits.

Comme nous l'avons vu ci-dessus, le *Cecropia* du Jardin des Plantes de Paris n'est pas colonisé, mais en serre les fourmis sont tenues en échec par les insecticides. A la serre de l'Université d'Orsay, les *Tococa* sont fréquentés par de petites fourmis terrestres (*Lasius emarginatus*) qui y élèvent des cochenilles, mais elles ne pénètrent pas ou tout au moins ne s'installent pas dans les poches foliaires dont les ouvertures préformées restent béantes. Dans les serres de Kew, les *Acacia* ont des corps beltiens et les *Cecropia* des corps mülleriens intacts non attaqués par les *Lasius* de la serre.

Dans les serres, les *Myrmecodia* et les *Hydnophytum* poussent jusqu'à une taille d'un petit ballon mais pas plus car certainement les matières azotées apportées par les fourmis leur manquent. Les fourmis ne les fréquentent pas. Cependant à Hanoi, au Vietnam, j'ai eu l'occasion de cultiver dans mon jardin plusieurs pieds d'*Hydnophytum formicarum* Beccari, originaires de Dalat en moyenne montagne, qui normalement étaient occupés par *Iridomyrmex cordatus* (Smith). Les hypocotyles défaunés ont été rapidement visités par une fourmi locale qui pénétrait à l'intérieur des « bulbes », sans doute attirée par des sécrétions, des champignons, ou des tissus comestibles. Cette fourmi ne s'est jamais installée à l'intérieur définitivement comme le font les *Iridomyrmex*. Dans le même jardin, des pieds de *Clerodendrum fragrans*

(Ventenat) ont été envahis également par une fourmi terricole, probablement la même que pour *Hydnophytum* : *Tapinoma minutum* Mayr (Dolichoderinae) (P. Jolivet, 1983).

Cecropia peltata est naturalisé dans le sud Ivoirien où la plante vit au milieu des parasoliers indigènes. Cette espèce qui est naturellement creuse et colonisée en Amérique par les *Azteca*, n'est pas colonisée par les *Crematogaster* en Afrique, tout au moins dans les branches. Par contre, les pétioles à moelle pleine sont creusés par les *Crematogaster* à l'image des *Musanga* africains (Duviard et al., 1974).

Comme on vient de le voir, la colonisation de plantes myrmécophiles d'un continent à l'autre par les fourmis locales est fort décevante. Rarement, il y a occupation des cavités caulinaires, foliaires, stipulaires ou des tubercules et jamais adaptation parfaite plante/fourmi du type *Cecropia*, *Triplaris*, *Vitex*, *Macaranga*, *Acacia*, *Hydnophytum*, etc.

Cent millions d'années se sont écoulées pour établir les adaptations originales. Ce ne sont pas les quelques années passées depuis l'introduction des plantes qui ont suffi à créer des rapports privilégiés de myrmécophyte à fourmi.

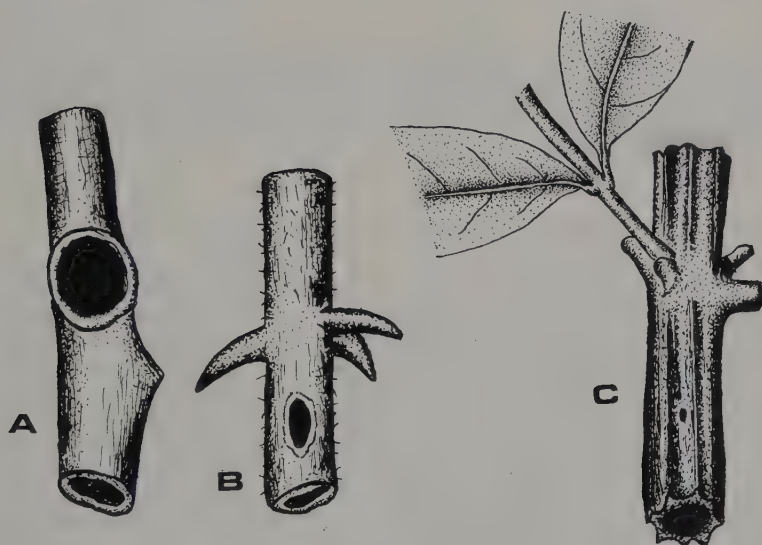


Fig. 42 — A & B : *Clerodendrum capitatum* Sch. & Th. (Verbénacées). Fragment de rameau avec pores. Afrique Tropicale. C : *Clerodendrum formicarium* Fragment de rameau creux avec pore étroit (d'après Schnell, 1966). Afrique Tropicale.

CHAPITRE 11

PHYSIOLOGIE DE L'ABSORPTION PAR LES PLANTES

PROBLÈMES DIVERS

LES OISEAUX ET LES FOURMIS

LES PLANTES ENNEMIES DES FOURMIS

LES ACARODOMATIES

Dans ce chapitre, nous traiterons de problèmes qui n'ont été qu'effleurés précédemment. Certains méritent une étude détaillée et il est difficile dans un court chapitre d'approfondir certains sujets qui commencent seulement à être démêlés par les spécialistes.

1. PHYSIOLOGIE DE L'ABSORPTION PAR LES PLANTES

L'assimilation des substances azotées apportées par les fourmis à l'intérieur des plantes myrmécophiles a toujours été soupçonnée, mais seulement récemment elle a été prouvée par l'emploi des traceurs radio-actifs. Il a bien fallu cent ans pour prouver la véracité de l'absorption des substances nutritives par les plantes insectivores.

Toutes les plantes n'assimilent pas, semble-t-il, les déchets. Par exemple, il est impossible de savoir actuellement si les *Tococa* ou les *Acacia* assimilent d'une façon quelconque les déjections de fourmis. Par contre, chez les plantes à racines internes, lenticelles ou trichomes absorbants (*Myrmecodia*, *Hydnophytum*, *Dischidia*, *Lecanopteris*, *Solenopteris*, *Tillandsia*, *Cordia*) il y a assimilation des déjections, débris divers, cadavres, têtes de fourmis, disposés souvent dans des chambres spéciales. Chez les *Clerodendrum*, les latrines des fourmis sont également séparées de la région où est entreposé le couvain. Des études plus poussées sont nécessaires pour prouver si oui ou non il y a absorption.

Rickson (1979) a récemment étudié le phénomène chez trois spécimens d'*Hydnophytum formicarum* Jack de Sarawak. Des larves de *Drosophila* ont été rendues radio-actives (^{14}C) et introduites dans la plante. Le tissu de l'hypocotyle a été ensuite analysé pour sa radioactivité. Les produits de la digestion des insectes ont été transférés à l'intérieur de la tige rapidement et le ^{14}C est apparu dans la tige supérieure et dans les feuilles. La conclusion est donc que les fourmis nourrissent réellement la plante avec une partie de leurs chasses (également avec leurs excréments) et assurent ainsi la fécondité de la plante-hôte et l'avenir du logis.

Ceci est comparable à l'assimilation des matières azotées par les plantes insectivores qui a pu enfin grâce aux radio-traceurs être prouvée sans discussion (Ashley et al., 1971). Le problème est d'ailleurs le même si l'on considère que les plantes myrmécophiles et plantes insectivores vivent en milieu appauvri où l'azote est rare sinon absent et où l'apport des insectes est précieux.

Janzen notait l'abondance des têtes de fourmis entre les « latrines » de

Myrmecodia et en déduisait le cannibalisme des *Iridomyrmex* envers les autres colonies, mais aussi l'utilité de cet apport azoté à la plante. Le même Janzen (1974) étudiant *Hydnophytum formicarum* Jack et *Myrmecodia tuberosa* Jack à Sarawak a décrit les deux types de cavités de ces plantes celles à parois lisses où les fourmis élèvent leur couvain et celles à parois verruqueuses où elles placent les débris divers insectes et arachnides. Seules les cavités à lenticelles sont absorbantes et il est probable qu'elles sont également absorbantes pour les gaz dont le CO₂. Cette dernière fonction semble évidente pour les *Dischidia rafflesiana* vu le grand nombre de stomates à l'intérieur de la cavité (face morphologiquement inférieure de la feuille) et sa rareté à l'extérieur. La perte de vapeur d'eau est ainsi réduite au minimum.

Déjà dans un travail précédent, Camilla Huxley (1978) a retrouvé dans la plante le ³²P et le ³⁵S qu'elle avait fourni aux fourmis dans de l'eau miellée. Les fourmis étaient aussi radioactives et le transfert à la plante ne pouvait venir que de la défécation. La majorité de l'absorption se passait dans les cavités à verrues (lenticelles) et dans le tissu vasculaire de la tige.

Janzen (1974) à Sarawak confirma ce mouvement des restes d'insectes placés par les fourmis à l'intérieur des cavités à lenticelles. Après quelques semaines, le matériel radioactif fut transféré dans la portion supérieure de la tige à 20 cm de distance.

D'après Janzen, les insectes absorbés par la plante font partie des captures normales des fourmis et celles-ci donneraient spontanément une partie de leurs proies à la plante. En gros, pour Janzen, les fourmis nourrissent délibérément la plante dans laquelle elles vivent. Si comme il a été prouvé, une source d'azote grâce aux insectes capturés accroît la floraison et la production de graines chez *Pinguicula* (Harder et al., 1968, cité par Rickson 1979) il est probable que l'apport de nourriture par les fourmis augmente la fécondité de la plante. De cette sorte, dit Rickson, les fourmis augmentent indirectement la production de leurs « maisons », un bénéfice positif pour la colonie.

L'anatomie de ces chambres à verrues a été tout d'abord décrite par Treub (1883) qui pensait, ce qui est partiellement vrai, qu'elles étaient surtout destinées à un échange gazeux. Miehe (1911) montre que les zones à lenticelles absorbaient l'eau rapidement, tandis que les chambres à parois lisses n'absorbent pas l'eau. Il appliqua aussi des colorants sur les surfaces à lenticelles et s'aperçut qu'ils disparaissent rapidement alors qu'ils persistaient sur les parois lisses. Il conclut donc que la fonction des lenticelles était d'absorber des substances nutritives dissoutes dans la cavité, ce qui fut confirmé plus tard par Huxley (1978) et Rickson (1979).

Il semble évident que les autres épiphytes à racines ou trichomes internes depuis les fougères américaines et asiatiques, jusqu'aux *Tillandsia* américains (Benzing, 1970) et aux *Dichidia* asiatiques absorbent également les matières azotées et probablement aussi le CO₂. Pour *Tillandsia*, il a été prouvé que les bases des feuilles sont capables d'absorber et de transférer le calcium (Benzing, 1970, 1976, 1978). Les surfaces internes du pseudo-bulbe possèdent une perméabilité via les trichomes et il semble que les substances nutritives soient également absorbées.

Cependant, il semble que l'azote des débris ne soit pas directement assimilable par les jeunes spécimens d'*Aechmea*, une autre Broméliacée épiphyte (Benzing, 1970), sans doute parce que les plantes n'étaient pas assez développées.

Hutchinson et al. (1972) a montré qu'une plante est capable d'absorber environ 10 % de son azote sous forme d'ammoniaque à partir de l'air via les feuilles. Ceci semble nous inviter à penser que toute plante myrmécophile doit absorber une partie des détritiques mis en contact des racines, tiges, ou feuilles, sous forme de solutions azotées (Janzen, 1974). Frank et al. (1984) a montré que de petits arthropodes terrestres étaient souvent capturés dans les axes des feuilles remplies d'eau de la Broméliacée *Catopsis berteroniana*, appuyant l'hypothèse que la plante était carnivore. Malgré ses habitudes insectivores, la plante fournit un habitat convenable pour le développement des moustiques du genre *Wyeomyia* ce qui n'est pas incompatible (*Nepenthes*). L'assimilation des matières azotées par les feuilles des Broméliacées n'est donc pas limitée aux Broméliacées myrmécophiles.

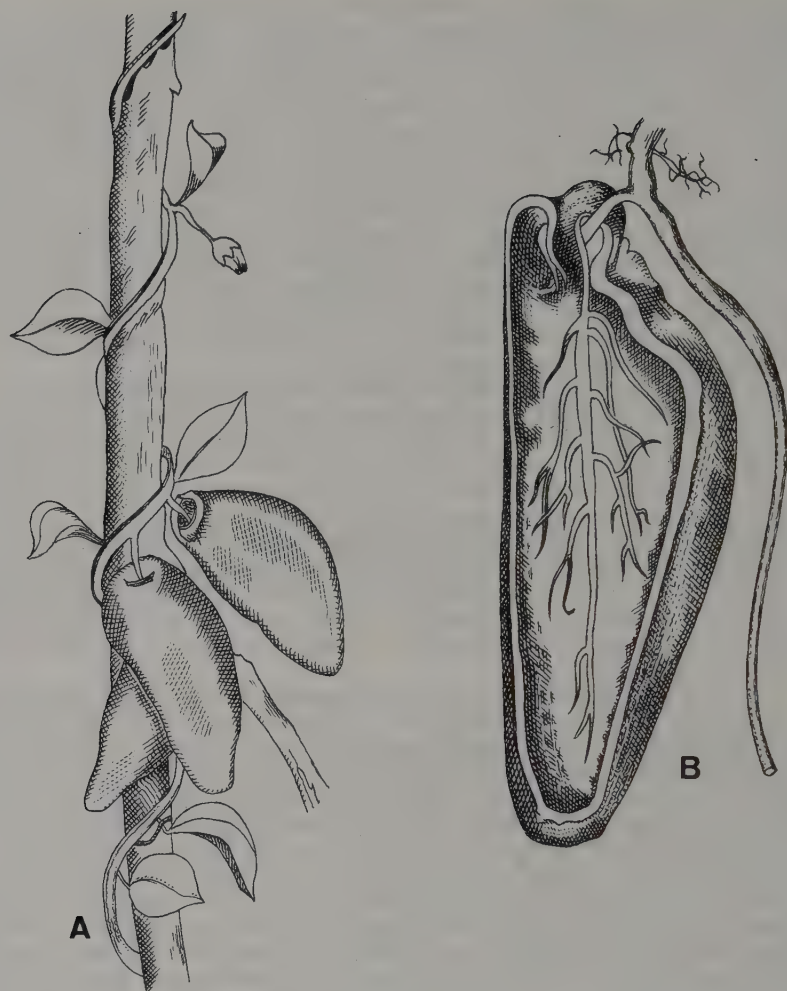


Fig. 43 — A : *Dischidia rafflesiana* (Asclepiadaceae), plante avec ses deux sortes de feuilles, les petites courtes et les grandes à urnes et à fourmis (d'après Holtum, 1954).

B : *Dischidia rafflesiana* : Section a travers une grande feuille montrant les racines internes de la face morphologiquement inférieure (d'après Holtum, 1954).

Billings et al. (1967) ont montré que les tiges creuses de certaines plantes des prés humides ou des marécages souvent contiennent des taux élevés de CO_2 . L'acide carbonique apparemment provient de la respiration des racines et des cellules de la tige. Une partie de cet acide carbonique est fixé photosynthétiquement par les tissus de la tige et ainsi recyclé à l'intérieur de la plante. Une telle photosynthèse interne de la tige semble avantageuse, particulièrement au début de la croissance de la plante dans des environnements froids, humides ou de haute altitude. Comme le souligne

Janzen (1974) de telles réactions sont vraisemblables chez les myrmécophytes là où les domaties proviennent des racines ou des tiges, mais dans le cas des tiges vertes ou des feuilles, le processus doit être semblable. De plus amples recherches sont nécessaires dans ce domaine.

En conclusion, l'assimilation des matières azotées en provenance des fourmis, via les racines, les lenticelles ou les parois des plantes, ne fait aucun doute et cela doit certes contribuer à la croissance et à la fructification de la plante. L'assimilation du CO₂ par les feuilles ou les tiges si elle n'a pas encore été prouvée est elle aussi très vraisemblable.

2. PROBLÈMES DIVERS

Nous traiterons ici de quelques faits concernant les plantes myrmécophiles non passés en revue précédemment. Tout d'abord le cas des parasoliers africains nous semble intéressant car il peut éclairer le développement de ces structures dans les véritables plantes myrmécophiles.

Le parasolier africain

Dans un article publié en 1977, Janzen écrivait que le *Musanga cecropioides* (Urticacées) était un *Cecropia* sans ses fourmis. Disons que si le *Musanga* n'a pas d'adaptations spéciales ou de tiges creuses comme le parasolier américain, le *Cecropia* (Urticacées) ou le *Macaranga* asiatique (Euphorbiacées), il peut être envahi par les fourmis comme Duviard et al. (1974) l'ont signalé en Basse Côte d'Ivoire.

Janzen souligne d'abord la similitude entre *Cecropia peltata* et *Musanga cecropioides* et compare ce dernier aux *Cecropia* de Porto-Rico qui ont perdu leurs relations privilégiées avec les fourmis du genre *Azteca*. Pour l'auteur américain, les *Azteca* manquant en Afrique, l'arbre a perdu ses qualités myrmécophiles.

La similitude entre les deux arbres n'a jamais été mise en doute, mais le *Musanga* n'est pas creux et ses tiges sont remplies de moelle. Comment les fourmis l'ont-elles colonisé ? C'est là où l'article de Duviard et al. (1979) nous ouvre de nouvelles perspectives concernant l'origine des myrmécophytes.

L'étude du parasolier africain nous montre qu'il est colonisé par des fourmis du genre *Crematogaster* en basse Côte d'Ivoire et plus l'arbre est vieux, plus il est colonisé. D'autres fourmis que le *Crematogaster* fréquentent le parasolier : *Oecophylla longinoda*, *Camponotus* sp., *Pheidole* sp., et des Dolichoderinae, mais les *Crematogaster* dominant sous forme de 10 espèces différentes.

Les auteurs précédents ont montré que le *Musanga* n'avait pas de structure spéciale pour attirer les fourmis et que les *Crematogaster* construisaient des abris pour les cochenilles et creusaient des galeries abritant les calies dans la moelle des troncs, branches et pétioles foliaires de l'arbre. Bien que la moelle du *Musanga* soit pleine, on peut, d'après Duviard, observer des vides lenticulaires irréguliers et de petite dimension, mais il est vraisemblable que cela n'a aucune influence sur la fourmi.

La colonie est donc polycalique et les calies ne se rejoignent pas. Un essai de l'évaluation de la population totale des *Crematogaster* sur un parasolier adulte donne un effectif de 125000 à 197000 individus. On voit que ce myrmécophyte inhabituel semble tout aussi efficace que les plantes réellement adaptées aux fourmis.

En conclusion, d'après ces auteurs le parasolier semble jouer le rôle d'une niche écologique de remplacement pour ces fourmis qui habitent normalement le bois mort lors de la destruction de la forêt dense. Les parasoliers sont abondants en forêt secondaire dégagée car l'espèce est héliophile et la structure particulière de leur moelle permet aux *Crematogaster* lignicoles de se maintenir dans un biotope nouveau pour eux.

Il est remarquable comme le souligne Duviard et al. (1974) que si le parasolier américain, le *Cecropia*, est occupé par les *Azteca*, le parasolier asiatique, qui lui est une Euphorbiacée, le *Macaranga*, bénéficie de la présence des *Crematogaster* comme le *Musanga* africain.

La présence de lianes escaladant le parasolier en Afrique semble indiquer que les *Crematogaster* ne nettoient pas l'arbre comme le font les *Azteca* sur *Cecropia* ou les *Pachysima* sur *Barteria*. Les abris à cochenilles sont faits de matière végétale fibreuse agglomérée, formant parfois une sorte de carton et ils sont en cela semblables aux constructions que les fourmis édifient parfois sur les nectaires extra-floraux.

Les fourmis pénètrent dans la moelle du pétiole, du tronc ou d'une branche vivante par un ou deux trous creusés dans les tissus vivants sans montrer un choix pour une zone privilégiée de moindre résistance (prostoma). La moelle est évidée plus ou moins régulièrement et les fourmis y élèvent des cochenilles. Les fourmis semblent respecter la zone médullaire périphérique.

Les fourmis logent aussi dans les blessures des branches (voir le cas des *Ficus* en Asie), les branches mortes, les pétioles morts, qui restent colonisés lorsqu'ils tombent. Une espèce, *Crematogaster depressa*, exceptionnellement construit des nids de carton sur le tronc.

Ce qui est intéressant, c'est que 12 % des parasoliers sont colonisés chez les jeunes arbres pour atteindre 84 % chez les individus âgés. Ceci est en discordance avec les vrais myrmécophytes qui sont colonisés dès le plus jeune âge.

Il y a compétition et exclusion entre les *Crematogaster* et les *Oecophylla* ce qui n'a rien d'étonnant vu l'agressivité des fourmis tisseuses.

Contrairement à la conclusion de Duviard et al., nous ne pouvons considérer le *Musanga* comme étant un véritable myrmécophyte, car cet arbre ne correspond pas aux critères établis par Janzen. Cet arbre ne possède aucune structure préétablie et les fourmis s'y établissent comme elles le font sur les *Ficus* envahissant toute structure libre, bien que le creusement de la moelle reste un phénomène assez rare chez les plantes. Pour Duviard et al., la pseudo-myrmécophilie de *Musanga cecropioides* est un phénomène éco-éthologique, en rapport avec la forêt de repousse secondaire, la colonisation d'une niche écologique de remplacement.

La raison pour laquelle les *Musanga* ne peuvent être considérés comme étant des myrmécophytes, c'est qu'il faudrait étendre ce terme à beaucoup de phénomènes semblables répandus même dans la région holarctique. En Afrique, des *Camponotus* s'établissent dans des papyrus, en Amérique des *Crematogaster* vivent dans des tiges de maïs, creusés par un insecte, *Lasius* est connu pour s'établir en Europe dans des pommes tombées (Bequaert, 1922). On pourrait étendre ces exemples à l'infini. Forel (1903) a signalé des *Crematogaster* et des *Leptothorax* qui enlèvent la moelle de branches mortes d'églantiers et de rosiers pour s'y établir. Wheeler (1912) a cité le cas du gui américain, *Phoradendron flavescens* (Loranthacée) qui croît sur les chênes *Quercus emoryi* Porter et Coulter, en Arizona. Les branches de ce gui sont fréquemment creusées par une larve de Curculionide et les galeries vides sont aussitôt occupées par *Crematogaster arizonensis* Wheeler qui y élève des Coccides. Il est difficile de comparer les *Musanga* où les fourmis creusent du bois vivant avec les cas où elles entrent dans du bois mort. Cependant si *Musanga* est dans la voie de la myrmécophilie, il n'a produit ni structure spécialisée, ni nourriture adaptée aux fourmis.

Evaluation de la biomasse des racines des *Cecropia*

Une comparaison de la biomasse des racines de deux espèces de *Cecropia* et sa relation avec l'association ou la non-association avec les fourmis a été faite par Luizao et al. (1981). Le résultat a été très clair donnant une différence de 50 % dans le poids des racines, l'avantage étant pour *Cecropia concolor* Willdenow avec fourmis contre *C. sciadophylla* Martens sans fourmis. La conclusion tirée par les auteurs est que les

fourmis associées aux *Cecropia*, outre leur rôle comme agents allélopathiques, concentrent des matières nutritives pour la plante. Il reste à savoir comment les fourmis « nourrissent » la plante, l'assimilation des matières azotées par les tiges n'étant pas encore prouvée définitivement.

3. LES OISEAUX ET LES FOURMIS

Comment les Oiseaux peuvent-ils cohabiter avec les fourmis, nicher dans les arbres « protégés » et impunément prélever parfois leur dîme sur les fourmis et leur couvain ? Le problème semble difficile à résoudre et plusieurs auteurs se sont penchés sur le problème.

Deuth (1977) étudiant la fonction du nectar extra-floral chez *Aphelandra deppeana* Schl. et Cham. (Acanthacées) trouva que la fleur était pollinisée par des oiseaux-mouches et une abeille euglossine, alors que les fourmis étaient entièrement concentrées sur les pseudo-nectaires. Ces fourmis ne gênent pas les pollinisateurs mais repoussent tout autre visiteur des pseudonectaires. Les nectars extrafloraux sont plus riches en acides aminés que le nectar floral.

Janzen (1969) a étudié les relations entre les fourmis, les oiseaux et les *Acacia* en Amérique centrale. Il conclut qu'il n'y a aucune évidence de mutualisme se développant entre les oiseaux et les *Acacia*. La prédation effectuée par les oiseaux sur les fourmis est clairement nuisible au système et probablement la réponse a été le développement de fortes épines. L'adaptation de la part de l'oiseau est associée avec l'habitude d'ouvrir les épines en les brisant, la persistance devant l'attaque par les ouvrières et la connaissance que la nourriture se trouve à l'intérieur des épines. D'après Janzen, ce processus entraîne l'apprentissage, mais aussi suppose une base génétique. L'oiseau en tout cas niche impunément dans les *Acacia* occupés par les fourmis.

Janzen (1972) pense que l'immunité est due au fait que les fourmis s'accoutument progressivement à l'oiseau. Les fourmis s'accoutument également aux vibrations causées par l'atterrissage de l'oiseau et le matériel du nid devient imprégné par l'odeur de la colonie. Les fourmis qui patrouillent autour du nid n'y pénètrent pas. Les Orioles (*Icterus*) sont de féroces prédateurs des fourmis et 1200 ont été comptés dans le jabot d'un seul exemplaire. Des pics sont aussi connus comme prédateurs. Un pic est connu en Malaisie pour nicher à l'intérieur des nids de carton des *Crematogaster* comme certains oiseaux nichent dans les termitières. Des oiseaux sont aussi connus comme prédateurs des fourmis sur les *Acacia* africains (Sjostedt, 1908).

Janzen (1969) pense que le pic de l'activité des oiseaux au Mexique coïncide avec le minimum d'activité de la fourmi, la saison froide de Décembre à Janvier et la saison sèche de Mars à Avril. Quand un *Acacia* est attaqué par un oiseau, de 200 à 250 épines peuvent être ouvertes et brisées et la reine tuée.

Skutch (1945) a observé de petits passereaux mangeant les petits corps nourriciers (corps mülleriens) des trichilia de la base du pétiole des *Cecropia* à Costa-Rica.

Un pic, *Dryocopus lineatus*, brise les tiges du *Cecropia* pour manger le couvain. Parfois le pic s'attaque à des jeunes arbres et chaque cavité internodale est ouverte et le contenu dévoré. Escherich (1911) rapporte que des oiseaux brisèrent les domaties internodales d'*Humboldtia laurifolia* Vahl. aux Indes pour dévorer les fourmis qui se trouvaient à l'intérieur. Il semblerait aussi que les trous dans les urnes de *Dischidia rafflesiana* soient dus à des oiseaux. Curieusement il n'y a aucun rapport de Mélastomatacées attaquées par les oiseaux en Amérique tropicale. De nombreux pics s'attaquent aux myrmécophytes arbustifs et selon une stratégie bien déterminée. L'oiseau commence vers le bout du rameau puis revient vers la base capturant ainsi une grande partie de la colonie de fourmis. Bequaert (1922) donne une liste impressionnante d'oiseaux mangeurs de fourmis, mais ne mentionne pas l'association entre oiseaux et plantes myrmécophiles.

Les oiseaux dispersent les graines de nombreux myrmécophytes sud-américains (*Acacia*, *Cecropia*, *Cordia*, *Tococa*, *Clidemia*) et seulement les graines des *Triplaris* sont anémochores (Janzen, 1969). Les oiseaux consomment les fruits de beaucoup de ces myrmécophytes et ainsi les disséminent, le passage par l'intestin de l'oiseau étant parfois nécessaire à la germination de la graine. C'est peut-être là le seul côté positif des oiseaux face au mutualisme plante/fourmi.

Il est possible que la présence des fourmis empêche les prédateurs (serpents, lézards) de grimper sur les *Acacia* et protège ainsi le nid de l'oiseau et ses jeunes. Ces nids sont généralement placés hors du passage des colonnes des fourmis.

Skutch (1945) in Janzen (1969) rapporte que *Myiozetes similis* niche sur *Cecropia* et Sjostedt (1908) mentionne *Passer iagoensis* sur *Acacia seyal fistula*. Il y a aussi des oiseaux nichant sur les arbres occupés par *Oecophylla longinoda*. Tous ces cas semblent dus à la protection donnée par les fourmis, bien que quelques uns de ces oiseaux les dévorent de temps en temps. En tout cas, Janzen (1969) conclut qu'il n'y a aucune adaptation entre oiseaux d'une part et l'association plante/fourmi d'autre part.

4. LES PLANTES ENNEMIES DES FOURMIS

C'est Van der Pijl qui a créé le terme de myrmécophobie pour les plantes qui « n'aiment pas les fourmis ». Certaines, en effet, détruisent les nids, tels certains champignons, mousses (*Polytrichum*) ou sphaignes. D'autres végétaux protègent par des moyens mécaniques divers (poils, tiges glissantes) leur véritable nectaires « destinés » aux pollinisateurs véritables, tels les abeilles et les papillons. Beaucoup de plantes, tels les tournesols, les Conifères, engluent les fourmis dans leurs sécrétions. Il s'agit même parfois d'un véritable moyen de défense de l'arbre au dépens d'une certaine dépense énergétique : la perte de latex ou de résine. (Jolivet, 1983). Les plantes insectivores qui parfois capturent les fourmis sont également de véritables « myrmécophobes ».

Forel écrivait « les pires ennemis des fourmis sont les fourmis elles-mêmes, comme les pires ennemis de l'homme sont les autres hommes ». En réalité, on verra que des ennemis des fourmis se rencontrent non seulement parmi les prédateurs vertébrés et invertébrés mais aussi parmi les végétaux, les champignons étant les plus connus.

Champignons

D'après Bequaert (1922) six familles de Champignons attaquent les fourmis vivantes : les Entomophthoracées, Hypocréacées, Laboulbéniciacées, Mucedinacées, Stilbacées, et les Demotiées. Les Saprologéniacées et les Pythiacées sont rencontrés fréquemment sur les cadavres de fourmis, mais il s'agit là de saprophytes et en aucun cas de parasites.

Un Blastomycète, *Alternaria tennisi*, parasite des plantes, engendre chez *Formica rufa* Linne une maladie qui altère son comportement (Marikovsky, 1962 ; Amouriq, 1973). Cette maladie se manifeste chez les fourmis à la fin de l'été et pendant l'automne et a été signalée en Sibérie Occidentale. Les fourmis malades quittent leurs fourmillières chaque soir pour grimper au sommet des herbes environnantes et y mourir.

Le comportement des fourmis malades est favorable à l'agent de la maladie et comme l'écrit Marikovsky la sortie des fourmis hors du nid, la fuite de nuit alors que l'humidité favorise la germination du champignon, l'ascension des insectes sur les herbes, tout cela assure la dispersion des spores.

Bien que les fourmis nettoient soigneusement leur corps, des champignons les attaquent même en surface tels les Laboulbéniales.

La liste donnée par Bequaert (1922) cite douze *Cordyceps* des fourmis. Le champignon produit hors de l'insecte un organe en massue qui produit les ascospores. Un *Cordyceps* (*C. lloydii* Fawcett, 1885) a été retrouvé par Balazuc en Guyane française sur *Camponotus* sp. (Pacioni et Rossi, 1980). Un *Isaria*, un *Stilbum*, un *Dimorphomyces*, deux *Rickia*, un *Laboulbenia* (*L. formicarum* Thaxter) et beaucoup d'autres sont connus des fourmis, certaines espèces encore indéterminées. Les trois derniers genres appartiennent aux Laboulbéniales.

La liste communiquée par le Dr. J. Balazuc est beaucoup plus longue en ce qui concerne les Laboulbéniales. Il mentionne les espèces suivantes : *Laboulbenia ecitonis* Blum, 1924 ; *L. camponoti* Batra, 1963 ; *L. formicarum* Thaxter ; *Dimormyces formicicola* (Spegazzini, 1917) ; *Rickia wasmanni* Cavara, 1899 ; soit en tout cinq espèces bien caractérisées. Ces champignons sont connus de 24 espèces de fourmis différentes, avec des spécificités certaines, bien que *Laboulbenia ecitonis* soit connu d'une Doryline brésilienne mais aussi d'un Coléoptère Histéride et d'un Acarien de la même provenance. *L. camponoti* est restreint aux *Camponotus*.

Plusieurs Fungi Imperfecti, sont encore connus des fourmis parfois probablement étant des stades imparfaits de *Cordyceps*. Des moisissures diverses, *Sporitrichum*, *minimum* Spegazzini, *Desmidiospora myrmecophila* Thaxter, *Hormiscium myrmecophilum* Thaxter ont été signalées sur des fourmis diverses. Ce sont probablement des saprophytes.

Algues, Bactéries

Donisthorpe (1915) cite une ouvrière de *Lasius umbratus mixto-umbratus* Forel avec des amas d'algues sur le corps et les pattes. C'est le seul cas d'algues mentionné comme ectoparasite sur le corps des fourmis. D'autres cas de « symbiose » algale épizoïque sont connus chez quelques Arthropodes (Géométrides, Orthoptères, une Araignée, des Insectes aquatiques et surtout les *Gymnopholus*). Pour ces derniers seulement le terme de symbiose peut se justifier. (P. Jolivet, 1983).

Des symbiontes intracellulaires sont connus chez les fourmis (*Camponotus*, *Formica*, etc), probablement des bactéries. Ils sont transmis via les œufs à la descendance. Ces symbiontes sont situés dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen, le tissu adipeux.

Curieusement, les symbiontes intracellulaires seraient absents de certaines fourmis (*Myrmecina*).

5. LES ACARODOMATIES

L'étude de la myrmécophilie nous amène à dire quelques mots de faits et d'idées qui ont été développées à la même époque à propos des relations entre d'autres petits arthropodes et certaines plantes. C'est en 1887 (donc 13 ans après que Belt ait émis la théorie symbiotique de la myrmécophilie) que Lundstroem attira l'attention sur certaines structures foliaires dans lesquelles il voyait des abris pour les Acariens vivant en symbiose avec la plante. Il les appela domaties (du grec domaios = construction). Ces « acarodomaties », telles que les a définies Lundstroem se présentent sous des aspects variés : formations axillaires de nervures, replis de la marge du limbe. Entre ces diverses formations un seul point était commun : leur rôle dans la « symbiose » plante-acariens. C'était donc une définition plus biologique que morphologique, le lien entre ces structures étant dans cette symbiose hypothétique.

Le problème des Acarodomaties (on a même parlé d'acarophyte ou plante à Acariens) a été surtout étudié récemment par Jacobs (1966) et par Schnell (1963-1970) et nous empruntons à ces auteurs pour la documentation qui va suivre.

Rappelons que de Wildeman a comparé la fonction « acarophile » à la fonction

myrmécophile. D'après Schnell (1966) certaines myrmécodomaties semblent dérivées d'acarodomaties surtout chez certaines familles de plantes (Sterculiacées) et notamment chez *Cola marsupium*.

Les acarodomaties comme les bactériodomaties sont situées sur les feuilles. C'est Lundstroem (1887) qui a défini les acarodomaties comme étant des formations développées sur la plante et servant d'abri à de petits organismes, vivant en « symbiose » avec celle-ci. Ceci est l'angle biologique, mais Schnell a surtout insisté sur les considérations morphologiques que ces formations soulèvent.

Selon Lundstroem, les acarodomaties se présentent sous forme de dépressions, cavités ou touffes de poils, localisés à l'aiselle des nervures ou de replis marginaux du limbe. Schnell fait un historique des interprétations successives données à ces formations : formations pathologiques, glandes, organes d'absorption, organes régulateurs de transpiration, structures préadaptées ayant pour finalité d'utiliser les Acariens pour enlever de la surface foliaire les éléments nuisibles, spores, champignons, en un mot les épiphylls, et pour rôle d'abriter ces Acariens, structures de remplacement d'anciens stomates, galles, etc. On voit que l'imagination des auteurs ne s'est jamais trouvée en défaut. Pour certains auteurs, ces domaties, finalement assez nombreuses dans le règne végétal, sont héréditaires, mais les Acariens en accentueraient les structures. Pour de Wildeman (1938), ces structures préexistent, font partie de la morphologie des feuilles, et pour Chevalier et al. (1941) elles sont héréditaires. Bon nombre de flores mentionnent les domaties dans la clef de détermination des plantes.

Se basant sur des travaux antérieurs, Schnell donne la classification suivante des acarodomaties :

A. — Domaties axillaires de nervures : a) en touffes de poils, b) en dépression, c) en cryptes, d) en pochettes, e) en bourses telle *Cola marsupium*.

B. — Domaties en ourlet, sur la marge inférieure du limbe (*Quercus*).

La variabilité de ces domaties est considérable et la présence d'Acariens n'est pas du tout constante. On rencontre les acarodomaties chez les Dicotylédones. Elles sont très rares chez les Monocotylédones (*Dioscorea*), où elles seraient en ourlets d'après de Wildeman.

Les acarodomaties (axillaires) de nervures de type voisin de certaines myrmécodomaties ne se rencontrent que chez les Dicotylédones et seulement chez les plantes ligneuses. Les Sterculiacées et les Rubiacées qui sont des familles dites mymécophiles sont également des familles acarophiles et c'est sur les analogies de structure que Schnell se base pour établir des relations d'origine.

Comme chez les myrmécodomaties, les acarodomaties peuvent exister sous des formes très diverses selon les familles et la valeur taxonomique du caractère n'est valable qu'à l'échelle de l'espèce.

Contrairement aux domaties à fourmis, les acarodomaties existent, quoiqu'en moins grand nombre, chez les plantes de régions tempérées.

L'analogie entre acarodomaties et acarocécidies est remarquable, mais les premières préexistent aux Acariens tandis que les secondes sont induites par ces arthropodes et produisent des hyperplasies. Il est parfois difficile de distinguer entre ces deux structures et Schnell (1960) a pu établir que les poches cécidienues foliaires hyperplasiques des *Wendlandia* asiatiques se différencient des domaties foliaires typiques des Rubiacées tropicales.

Pour Schnell (1970) et Mlle Anh (1966), les domaties appartiennent à la morphologie du limbe et le gradient morphologique des *Cola marsupium* mentionné ci-dessus montre bien l'analogie des structures acarophiles et myrmécophiles. D'ailleurs pour de Wildeman, il existe des cas de transformations d'acarodomaties en myrmécodomaties, mais ces considérations sont surtout spéculatives.

Les « acarodomaties » situées à l'aiselle des nervures (cavités, poches, poils) suggèrent donc que leur origine se trouverait dans les processus morphogénétiques propres à la feuille des Dicotylédones (Schnell). Un autre fait à signaler, certaines myrmécodomaties de Sterculiacées et Mélastomatacées, situées à la base du limbe ont

leur ouverture à l'aiselle de nervures basilaires. Ceci encore semble suggérer une relation entre certaines myrmécodomaties et les acarodomaties. Les acarodomaties définies par Lundstroem sur la base d'une très hypothétique symbiose n'ont apparemment aucun rôle dans ce domaine. Leur existence est à envisager uniquement sous l'angle de la morphogénèse foliaire.

En quelque sorte, pour ces auteurs, les acarodomaties ne seraient pas des structures existant pour les Acariens et ayant coévolué, mais bien des structures morphologiques occupées secondairement par des Acariens. Il est remarquable que les glandes extra-florales foliaires soient fréquentées non seulement par les fourmis, mais aussi souvent par les Acariens (Jolivet, 1983).

CHAPITRE 12

IMPORTANCE DES FOURMIS EN AGRICULTURE MODIFICATION DU SOL MOYENS DE LUTTE LUTTE BIOLOGIQUE ET FOURMIS. LUTTE INTÉGRÉE

Nous touchons maintenant au domaine de l'Agronomie et les fourmis, qui parfois sont utiles au fermier des Tropiques, peuvent causer des dommages considérables, même si parfois ces dommages ne sont pas bien évalués.

Nous nous souvenons de l'époque, en 1960, où nous cultivions un petit jardin en Ethiopie à Addis Abeba à environ 2300 m d'altitude. Dans ce jardin situé autour de notre maison, nous nous efforcions de faire pousser quelques légumes et herbes européens qui étaient rares alors au pays du Roi des Rois. Il n'y a guère de saisons en altitude et pourvu qu'on arrose tout pousse à tout moment. Or il s'avérait impossible de faire pousser ces légumes dont les racines étaient coupées régulièrement par les fourmis. L'addition de Lindane au sol résolut le problème rapidement et après avoir tué les fourmis la culture reprit sans histoire.

Les fourmis causent des dégâts aux plantes et donc aux cultures et nous essaierons de passer en revue ce problème ci-dessous en détail.

1. IMPORTANCE DES FOURMIS EN AGRICULTURE

Nous avons vu précédemment que les diverses associations des Plantes et des Fourmis : myrmécophytes, nectaires extra floraux, fourmis tisseuses, malgré les dommages légers causés (Coccides, Pucerons, occupation de cavités, récolte des sécrétions) représentaient pour la plante un avantage évident : la protection contre les ennemis phytophages. Cette protection existe souvent bien qu'elle soit plus ou moins efficace, selon le type d'association, selon l'agressivité de la fourmi et bien que les herbivores ne soient pas tous repoussés. La fourmi, en effet, tolère certains insectes mais, en gros, du fait que la plante se perpétue, le bilan final semble plutôt positif.

Il est à peu près certain que les fourmis transportent des maladies virales, bactériennes et fongiques d'une plante à l'autre, bien que le degré de participation des fourmis soit fort difficile à évaluer (Wheeler, 1914, Bailey, 1920). *Alternaria tennis* bien connu pour causer une maladie grave chez *Formica rufa* est un pathogène normal des plantes (Marikovsky, 1962). D'autre part, les relations des fourmis avec les pucerons sont responsables de la transmission d'une foule de maladies de plantes (virus sur cacao, ananas, café).

La distribution rapide de l'Urédinale, *Hemileia vastatrix* Berh, ou rouille du

caféier à Sri Lanka a provoqué une épidémie dévastatrice sur le café. *Coccus viridis* Green multiplié par les fourmis a été accusé de sa propagation. Des dommages semblables ont été signalés aux Indes, Java et à la Réunion. Le contrôle de *Coccus viridis* sur café aux Indes a été réalisé par le parathion et celui des fourmis par un poudrage de HCH ou d'aldrine.

Voyons ci-dessous divers aspects économiques des relations Plantes/Fourmis.

a) Relations Indirectes

Les relations trophobiontiques entre les fourmis et les Homoptères datent de la plus haute antiquité. Dans un bloc d'ambre de la Baltique datant du Tertiaire, Wheeler (1914) a trouvé un certain nombre d'ouvrières d'*Iridomyrmex göpperti* (Mayr) avec les pucerons qu'elles exploitaient.

Il faut noter que pour les pucerons, l'offre de leurs excréments aux fourmis présente des problèmes particuliers (Dumpert, 1981). Le passage du liquide à travers leur corps est considérable et ils sont obligés d'en excréter de grandes quantités. Du fait du sucre contenu dans ce liquide, les pucerons qui vivent souvent en colonies peuvent devenir rapidement collants. Ainsi se sont développés des mécanismes pour se débarrasser de ces excréta : rejets en longs jets à partir de l'anus, enroulement dans des fils de cire, utilisation des pattes postérieures pour rejeter la sécrétion. C'est ainsi que beaucoup d'autres se sont adaptés aux fourmis qui les en débarrassent et les protègent. Les glandes à cire se réduisent, les poils se développent autour de l'anus, la cauda se réduit et tout un système de signaux s'établissent entre la fourmi et le puceron.

L'association est parfois étroite et certaines espèces de pucerons, tels *Symydobius oblongus*, ne peuvent vivre sans « leurs » fourmis et, isolés, meurent rapidement.

Les signaux utilisés par les pucerons pour offrir leurs excréments aux fourmis ressemblent aux signaux entre fourmis pour l'échange de nourriture (trophallaxie) et aux signaux des symphiles pour quémander la nourriture des fourmis. Parfois, de simples Coléoptères associés aux fourmis sur des pseudonectaires quémandent aussi la nourriture des fourmis (*Agriotes* ; Elatérides) (Jolivet, 1983).

Rappelons que les relations trophobiontiques des fourmis avec les Coccides ne correspondent pas au schéma des pucerons. Reyne (1954) cite le cas extrême de *Dolichoderus* à Java qui lorsque les coccides qu'il garde sont dérangés, les transporte avec ses mandibules tandis que certains spécimens grimpent sur le dos des fourmis. Lorsque les jeunes reines d'*Acropyga* quittent le nid pour le vol nuptial, elles emportent dans leurs mâchoires une femelle immature de cochenille.

Cette exploitation par les fourmis des pucerons et des Coccides, Membracides, Fulgorides, Jassides et Psyllides est-elle réellement nuisible aux plantes ? Elle est encouragée par les *Oecophylla* et la plupart des fourmis des myrmécophytes. De nombreuses fourmis Myrmicines, Dolichoderines et Formicines exploitent les Homoptères et quand une plante en est couverte cela diminue l'assimilation chlorophyllienne et prédispose à l'arrivée de moisissures sur les feuilles.

C'est ainsi que le miellat produit par les Coccides élevés par *Anoplolepis longipes* produit 90 % d'infestation avec des moisissures pour les *Citrus* et les canelliers aux Seychelles (Haines et al., 1978).

L'effet des fourmis qui élèvent des Coccides sur les racines n'est pas facile à apprécier, mais il est difficile de le croire bénéfique. Ces associations peuvent exister même en milieu halophile et submergé périodiquement par l'eau de mer (Yensen et al., 1980). Il est bien connu que la protection des fourmis accroît le nombre, la taille et la durée de vie des cochenilles et des pucerons (Burns, 1973, Haines et al., 1978, Skinner et al., 1981).

Il y a eu cependant des voix pour s'élever et défendre les pucerons en considérant

que leur activité était favorable à la plante en concentrant la sève, les matières azotées et les sels minéraux et en prélevant l'excès de sucres (Owen, 1977) comme il y eut des botanistes qui ont considéré les nectaires extrafloraux comme des glandes destinées à écouler l'excès de sucre fabriqué par la plante. En gros, comme l'écrit Owen (1980), le dépôt de miellat sucré par les aphides peut accroître le taux de fixation d'azote au sol sous la plante en procurant une source d'énergie supplémentaire pour les bactéries fixatrices d'azote libre. Cette vision des choses est très spéculative et la majorité des auteurs considèrent les pucerons comme étant une nuisance et les fourmis comme une « co-nuisance » puisqu'elles élèvent, protègent, et disséminent les Homoptères.

Il faut cependant souligner que les relations entre les fourmis et les Pucerons ou les Cochenilles ont une grande importance en agriculture. Il est évident que les nectaires extrafloraux où les fourmis obtiennent directement leurs sucres les dispensent souvent d'élever des pucerons, mais pas toujours, car nous avons vu des cas chez *Clerodendrum* où cochenilles et pseudonectaires coexistaient (Jolivet, 1985).

Souvent les fourmis élèvent les cochenilles à l'intérieur des myrmécophytes, leur creusant parfois des logements dans la moelle et souvent aussi elles construisent des abris extérieurs (étales), constructions qu'elles font également pour protéger les pseudonectaires en été (Jolivet, 1983).

Il semble aussi (Buckley, 1982) que dans le cas d'un *Acacia* en Australie pourvu de nectaires extrafloraux et gardé par des *Iridomyrmex*, les Membracides interfèrent avec la défense obtenue des fourmis en attirant celles-ci hors de la zone des nectaires. La même chose semble se produire avec les Lycaenides sur les *Acacia*.

Comme le rapporte Samways (1982), sur les 123 espèces de fourmis recensées sur les *Citrus* sudafricains 44 vivent sur les arbres et 25 seulement récolteraient le miellat produit par les Homoptères. Seulement 2 espèces sont nuisibles en ce qu'elles augmentent les Coccides (*Anoplolepis custodiens* (Smith) et *Pheidole megacephala* (Fabricius)). Les autres fourmis sont relativement inoffensives.

Il est évident aussi qu'il existe une sorte de mutualisme entre les fourmis et les pucerons, car les fourmis les protègent contre les prédateurs et les parasites (Syrphides, larves de Coccinelles, etc.) ; les transportent souvent sur les tissus les plus favorables, parfois prennent soin de leurs œufs. Il faut aussi noter qu'en compensation certaines fourmis régularisent le nombre de leurs cochenilles ou pucerons en en dévorant l'excédent. Le bétail après la traite devient viande de boucherie.

Parmi les espèces élevant et utilisant les pucerons et les cochenilles on peut citer les *Crematogaster*, *Pheidole*, *Camponotus*, *Lasius* et beaucoup d'autres comme on l'a vu dans les chapitres précédents. En principe, toute fourmi vivant dans un myrmécophyte élève des pucerons ou plutôt des cochenilles à l'intérieur des domaties.

Il s'est trouvé divers auteurs (Stout, 1979, Fritz, 1982) pour affirmer que la triple association plante/fourmi/Homoptère était bénéfique, car la plante tirait plus de bénéfices des fourmis en matière de défense contre les herbivores que de désavantages de la présence des Coccides. Cela aussi reste à prouver, comme la théorie précédente d'Owen. Normalement, les interractions entre les fourmis, les pucerons et les insectes phytophages qu'elles dévorent représentent une relation triple, mais ces associations peuvent être quadruples si les fourmis gardent les pucerons contre les prédateurs et les parasitoïdes.

Les fourmis tisseuses du genre *Oecophylla*, *Polyrhachis* et certains *Camponotus* construisent leurs nids dans les arbres. Les *Oecophylles* sont particulièrement communes parmi les *Citrus*, caféiers, et cacaoyers mais fréquentent de très nombreux arbres. On l'a vu précédemment, elles cousent les feuilles d'une branche pour former une balle où elles entreposent leur couvain et les cochenilles. Leur inconvénient est de créer des nids assez peu esthétiques dans les plantations et d'élever des cochenilles. Le côté positif est leur extrême agressivité contre tout envahisseur ce qui les a fait employer par les paysans chinois pour défendre les plantations. Il s'agit bien là d'un insecticide naturel et sans pollution.

La piqûre d'*Oecophylla smaragdina* en Asie et d'*O. longinoda* en Afrique est très douloureuse.

Les idées sur l'utilité ou la nocivité des fourmis élevant des pucerons ou des coccides ont évolué. On considérait autrefois (Bequaert, 1922) qu'*Oecophylla smaragdina* était très pernicieuse aux plantations de café parce qu'elle élevait la Coccide *Coccus viridis* (Green) et que *Pseudolasius gowdeyi* Wheeler entretenant sur les racines de café, oranger, cacaoyer *Planococcus citri* (Risso) était une « peste » agricole.

b. Dommages directs aux feuilles

Dans les zones tropicales et subtropicales de l'Amérique, les fourmis coupe-feuilles (sauvas, parasols) de la sous-famille des Myrmicinae défeuillent de nombreuses plantes et en particulier de nombreuses cultures. Ces *Atta* sont connues pour construire d'énormes nids souterrains avec chambres compliquées (plus de 500) à l'intérieur desquelles elles élèvent leur couvain et cultivent les champignons qui constituent une partie de leur nourriture. Des monticules sur la surface du sol caractéristiques de l'espèce indiquent la présence d'un nid souterrain.

Une simple colonie d'*Atta* peut atteindre plusieurs centaines de mille à deux millions d'individus avec plusieurs reines, des mâles, des ouvrières et des soldats de diverses tailles. Ces fourmis s'attaquent aux plantes et en cueillent des morceaux avec leurs mandibules. Sur ces monceaux de débris de feuilles, les *Atta* cultivent leurs champignons (voir chapitres précédents).

Ces fourmis se rencontrent depuis l'Amérique du Nord jusqu'au sud du continent de 40° N à 40° S, y compris quelques unes des Caraïbes. Elles n'ont pas atteint le Chili qui est trop désertique au Nord.

Le premier groupe *Acromyrmex octospinosus*, *A. cephalotes*, *Atta sexdens*, *Atta insularis* attaque principalement les Dicotylédones (*Citrus*, Café, Cacao, Manioc, *Eucalyptus*, Manguier, Hevea, de nombreux arbres forestiers et les fleurs et légumes des jardins). Un autre groupe (*A. landolti*, *A. capiguara*) coupe les herbes et constitue un fléau des prairies. D'autres espèces (*A. laevigata*) coupent à la fois les Dicotylédones et les Monocotylédones (Kranz et al., 1977).

Souvent les feuilles coupées en rond, ressemblent à celles coupées par les Megachiles, mais certaines plantes peuvent être rapidement et complètement défoliées et les Graminées coupées jusqu'au sol. La fourmi absorbe la sève lors de la coupe des feuilles.

Il faut noter que *Atta cephalotes* (L.), *Acromyrmex octospinosus* (Reich) et *Azteca* sp., à Trinidad, fréquentent les vergers de *Citrus*. Les deux premières fourmis défeuillent les arbres et finissent par les tuer par défoliations répétées. Les *Azteca* rendent la récolte difficile en construisant des nids aériens et encouragent les Coccides, mais en contre partie empêchent les *Atta* de couper les feuilles (Cherrett et al. 1982, Jutsum et al., 1981). D'après Cherrett (1968), *Atta cephalotes* a mis au point un système conservationniste qui l'empêche de surexploiter et de détruire la végétation de la zone située autour du nid. La culture des anciennes zones forestières semble avoir modifié ce système et a pu ainsi avoir contribué à l'établissement du statut de ravageur de l'insecte. La stratégie que les *Atta* ont développée pour la forêt tropicale ne vaut plus pour le verger à *Citrus* qui la remplace (Cherrett, 1983).

Robinson et al. (1982) ont montré qu'au Paraguay, les *Atta* et les *Acromyrmex* consomment au moins la même quantité d'herbe que le bétail, réduisant ainsi considérablement le montant disponible à ce dernier. Les *Atta* et les *Acromyrmex* préfèrent les jeunes feuilles aux feuilles anciennes (Barrer, 1972, Littledyke et al., 1978). Le rôle de la dureté de la feuille est aussi important dans le choix, par exemple dans le cas de *Quercus fusiformis* (Waller, 1982).

Les *Atta* constituent un des ravageurs forestiers et agricoles les plus sérieux du Nouveau-Monde. Les pertes causées par les sauvas sont comparables à celles causées

par les Acridiens dans l'Ancien Monde. Le dommage est estimé à un milliard de dollars par année par la destruction des récoltes, des stocks de nourriture, des arbres forestiers et la réduction des pâturages (Cherrett et al., 1976).

Ces fourmis selon les espèces récoltent de 30 à 300 m aux alentours du nid, selon des pistes bien définies. La destruction des arbustes se fait, nous l'avions vu, selon un certain conservatisme, mais certaines plantes sont absolument rejetées parce que répulsives, toxiques ou inhibant la culture du champignon (voir chapitre 4).

Le stade le plus vulnérable des *Atta* est celui de la jeune reine quand elle établit ses colonies. Les ennemis sont nombreux (*Ecton*, guêpes prédatrices, oiseaux, reptiles, batraciens). Les fourmiliers et les armadillos en consomment une grande partie.

c. Dommages aux Racines, Troncs, Pousses et Fleurs

D'autres fourmis s'attaquent aux feuilles et aux fleurs des plantes. Des *Camponotus* et des *Acantholepis* au Sudan attaquent les parties aériennes du coton. De nombreuses fourmis sont citées par Kranz et al. (1977) comme s'attaquant aux cultures et aux arbres fruitiers. Par exemple, *Azteca paraensis* mord les jeunes pousses de cacao à Trinidad et les détruit. Certains *Crematogaster* (*C. depressa*) endommagent le cacao et le café, surtout les fleurs en Afrique. A Java, *Crematogaster treubi* creuse les branches du café Robusta. Un *Camponotus* au Brésil enlève l'écorce des racines du café, comme un *Myrmelachista* attaque le café à Porto Rico et creuse dans les tiges. *Messor barbarus* (Linne) à Khartoum au Sudan est accusé d'endommager les jardins parce qu'il déchire et emmène les feuilles. Les champs de coton sont marqués par des taches sans végétation. Il s'agit en réalité de l'emplacement du nid et les *Messor* dans le nord du Sénégal causent le même problème mais ne provoquent pas de dégâts. C'est surtout par ignorance que les paysans détruisent parfois leur nid à la poudre insecticide.

Les fourmis en Europe peuvent attaquer des racines de betteraves, les tubercules de pomme de terre, mais cela est très rare.

Sur le café, le cacao, les *Citrus*, l'habitude des *Oecophylles* de coudre les feuilles est plus une nuisance esthétique qu'autre chose, mais on a accusé cette fourmi d'être responsable de la flétrissure et de la mort d'Avocats par encouragement des Coccides. Il est certain qu'*Oecophylla longinoda* peut difficilement vivre sur Giroflier sans les *Saissetia zanzibarensis* à Zanzibar.

Tetramorium coespitum Linne est une fourmi brun noir qui niche dans le sol ou sous les pierres et se nourrit de racines de plantes. Les entrées du nid sont visibles par les fines particules de terre qui sont amoncelées. Cette espèce est commune en Europe, Afrique et aux USA. Elle est très peu nuisible. *Solenopsis invicta* et *S. richteri*, les « fire-ants », attaquent les *Citrus*, Caféier, Cacaoyer et autres plantes. Les ouvrières mesurent 3-4 mm de long et les soldats 5 mm. Ces fourmis nichent souvent à la base d'un tronc. Les ouvrières mâchent les pousses des bourgeons, les fleurs, et les fruits et lèchent la sève qui s'en écoule. Les deux fourmis sont répandues aux Antilles et au sud des USA.

Les deux espèces de *Solenopsis* furent importées accidentellement aux USA au début du siècle. Leur extension a été rapide à partir du point d'introduction (Mobile, Alabama). Actuellement, ces fourmis infestent 9.3×10^7 ha dans 9 états du Sud et Porto Rico (Lofgren et al., 1982).

Outre les problèmes de santé publique, les réactions allergiques à leur venin, les *Solenopsis* réduisent les récoltes de soja à cause des monticules construits autour des nids et rendent difficiles la récolte. Des dommages considérables sont attribués à cette fourmi sur les champs de blé, arachide, maïs, haricots, pommes de terre, chou, coton.

On pourrait ainsi multiplier les exemples. Il est certain que certaines fourmis sont très nuisibles à l'agriculture.

d. Dommage aux graines

Un article récent, Bond et al. (1984) mentionnent la fin d'un cas de mutualisme entre les fourmis et une plante sud africaine, une Protéacée. Si les fourmis sont généralement de mauvaises pollinisatrices, car elles réduisent souvent la viabilité du pollen, les *Mimetes cucullatus* les emploient pour disperser leurs graines. Cet heureux arrangement est actuellement menacé par une nouvelle venue la fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis*, qui a déplacé les fourmis locales dominantes.

La graine de *Mimetes* est normalement dispersée grace aux élaïosomes par les fourmis (myrmécochorie) et la graine, enterrée près ou dans le nid, finit souvent par germer. La plante ne produit que peu de graines et l'« arrangement » avec les fourmis est devenu crucial pour sa survivance, car le risque est grand que les graines ne soient consommées par les grands animaux.

Les *Iridomyrmex*, d'introduction récente, mordent l'élaïosome et rejettent la graine, mais généralement ne l'emmènent pas au nid. De toute façon, le nid des *Iridomyrmex* est construit sur le sol et les graines n'y germeraient pas. La plante est donc menacée d'extinction à cause d'une fourmi, car 35.3 % des graines germent dans les régions sans *Iridomyrmex* contre 0.7 % seulement dans les régions infestées par la fourmi. Les fourmis moissonneuses ont été souvent accusées de déprédations dans les champs de céréales et aussi de détruire les graines ensemencées d'avion. Le dommage n'est généralement pas sérieux car les fourmis collectent normalement les graines de Graminées sauvages. Cependant, en Afrique du Nord, elles ont été accusées de stocker une partie des récoltes dans leur nid et on avait estimé que *Messor barbarus* collectait 50 à 100 litres de blé par hectare. *M. barbarus* était aussi accusé de voler les graines de carotte fraîchement semées et les graines de coriandre à Bordeaux et *Plagiolepis longiceps* des graines de tabac à Java.

Ce sont pourtant de faibles atteintes aux récoltes. Il est aussi évident que les fourmis qui collectent les graines entrent en compétition avec les autres granivores, les oiseaux et les rongeurs.

Cependant, comme l'écrit Buckley (1982) le coût des fourmis granivores aux plantes représente parfois un problème agricole d'une importance économique considérable (Campbell, 1982). C'est d'ailleurs surtout dans des régions sèches comme l'Australie que le problème se pose. D'ailleurs c'est l'endroit du monde où la myrmécochorie est la plus importante.

Les espèces principales de moissonneuses sont *Monomorium*, *Meranoplus*, *Chelaner*, *Iridomyrmex*, *Chalcoponera* et *Pheidole* pour l'Australie. Ces fourmis deviennent économiquement importantes quand elles collectent les graines des pâturages semées d'avion. Si le climat reste sec après le semis, les fourmis collectent de grandes quantités de ces graines.

Le semis des résidus de mines de bauxite en Australie occidentale avec des graines de plantes locales a été tenté et en même temps le degré de vol des graines par les fourmis moissonneuses a été évalué (Majer, 1980). Finalement, les graines ont été récoltées seulement autour de la forêt et les dégâts ont été très modérés.

Il faut noter aussi qu'en Afrique Orientale, les fourmis moissonneuses peuvent endommager le coton, le millet, le sorghum, et les graines de *Pennisetum* peuvent être détruites avant la germination. Un certain dommage peut aussi être causé aux maigres pâturages africains et surtout au *Pennisetum* au Sudan.

e. Dommage au bois

La plupart des fourmis du bois s'installent dans des galeries préexistantes faites par d'autres insectes ou attaquant seulement le bois mort. On a vu précédemment que des *Crematogaster* africains s'attaquaient à la moelle vivante des *Musanga*, ces parasoliers de la forêt secondaire, et creusaient à l'intérieur des branches, tronc et pétioles. A l'occasion, les fourmis pénètrent dans les maisons. Forel (1874) et Brun

(1913) ont décrit des cas où des colonies de *Camponotus ligniperdus* et de *C. herculeanus* ont creusé les poutres, les rebords des fenêtres et d'autres parties ligneuses de bâtiments. Les deux fourmis précédentes et *Camponotus pubescens* peuvent creuser dans du bois sain et ainsi causer des dommages aux forêts. Ces fourmis s'attaquent au Cèdre blanc au Minnesota mais dans tous les cas les fourmis pénètrent à l'occasion d'une blessure. Les *Leptothorax* ne creusent pas au delà des couches mortes extérieures. *Camponotus herculeanus* et *C. scutellaris* sont connus pour détruire l'écorce des chênes-lièges en Europe et en Afrique du Nord.

f. Nuisance dans les Maisons et importance médicale

Beaucoup de fourmis pénètrent et s'installent dans les maisons, et les bateaux (*Monomorium pharaonis* (Linne), *Tetramorium simillimum* (F. Smith), *Pheidole megacephala* (F.), *Iridomyrmex humilis* Mayr, *Lasius alienus* (Förster), etc. De plus grosses fourmis pénètrent dans les maisons en Afrique (*Camponotus maculatus*) et en Amérique (*Solenopsis*). Ces fourmis sont à la recherche de la nourriture.

Les *Eciton* en Amérique et les *Dorylus* dans l'Ancien Monde lorsqu'elles envahissent une maison détruisent toute la vermine ainsi que les blattes et autres insectes. Elles sont donc « utiles » malgré la nuisance causée par leur passage. Le long de leurs colonnes mouvantes, il n'est pas un insecte phytophage ou un rongeur qui leur résistent. Les fourmis piqueuses (Dorylines, Ponerines, Myrmicines) peuvent produire des effets désagréables mais leur nuisance est faible surtout chez les petites espèces. De multiples piqures peuvent parfois produire une réponse anaphylactique pour de grosses espèces. On cite des cas graves aux USA à la suite d'attaques par des *Solenopsis*. Par exemple, les trois espèces de Floride, piquent, injectent du venin, causant de fortes démangeaisons, des pustules et quelquefois de plus sérieuses réactions. Dans les cas sévères, si une assistance médicale n'est pas reçue à temps, l'individu piqué peut mourir (Lofgren & al., 1975). Apperson & al. (1983) étudiant l'importance médicale de *Solenopsis invicta* Buren rapportent que le coût du traitement des personnes piquées atteignit, en 1976, seulement pour la Géorgie, l'Alabama et le Mississippi 352 000 dollars. Il est évident cependant que l'importance médicale de la fourmi est inférieure à son importance agricole.

2. MODIFICATION DU SOL

On peut affirmer que des fourmis comme *Lasius flavus* et les *Myrmica* ont un effet bénéfique sur les pâturages permanents. Elles ne créent pas de monticules visibles qui risqueraient d'arrêter la charrue (comme les *Atta* ou les *Solenopsis*) et elles mélangent le sol et accélèrent le recyclage de la matière organique.

Les nids de fourmis diffèrent en fertilité avec le sol non remué qui les entoure. Ces effets persistent longtemps parfois pendant des années après l'abandon du nid. Dans ces nids non seulement le sol a été remué, l'acidité du sol a diminué (Brian, 1977, mais aussi les matières azotées ont été accrues par l'accumulation des déchets et excréments. Souvent ces nids ont des concentrations plus élevées en nitrates et en phosphore que les sols environnants. Généralement, les plantes croissent mieux sur les anciens monticules et c'est la raison pour laquelle la myrmécochorie est si positive pour la plante. En Europe, la végétation est différente sur les nids et sur le terrain avoisinant.

Les fourmis ont tout autant que les Vers de terre leur responsabilité dans l'aération du sol.

3. MOYENS DE LUTTE

Bien que les fourmis soient souvent plus utiles que nuisibles, il y a cependant des cas (*Atta*) où les déprédations l'emportent sur les avantages. Les *Atta* faisaient partie de la biocénose de la forêt qu'elles ne détruisaient pas. C'est la monoculture qui a transformé cette fourmi inoffensive en ravageur. Rappelons que les *Solenopsis* représentent un problème considérable aux Etats-Unis, si important qu'une équipe d'entomologistes est réunie à Gainesville sous l'égide de l'USDA sous le nom de « Imported Fire Ant Laboratories », mais l'impact réel de la fourmi sur l'économie américaine est encore discuté.

Les moyens de lutte sont surtout divisés en insecticides, appâts, antibiotiques, et répulsifs.

Pour interdire à une fourmi l'accès aux arbres, il suffit de placer autour du tronc une bande engluée.

a. Insecticides de contact

Quels sont les Insecticides prônés contre les fourmis ? Il n'y a pas si longtemps, on soufflait de l'aldrine, de l'heptachlore, du chlordane, du lindane, ou du carbaryl avec une poudreuse à l'intérieur des galeries de la fourmi. Ce procédé était évidemment efficace à la dose de 50 à 100 gr par ouverture, même si l'insecticide était toxique ou polluant pour l'environnement.

Des insecticides modernes et efficaces existent. Pratiquement ils ont tous de l'effet car on n'a pas signalé de résistance aux insecticides chez le *Solenopsis*.

Généralement, pour combattre les fourmis, il suffit de répandre par poudrage sur les passages fréquentés et les nids retournés un produit à base d'insecticides. Les pyréthroides modernes sont très actifs et même en pulvérisation tuent instantanément les fourmis sur leurs trajets. La Deltaméthrine, commercialisée sous le nom de Decis, est très efficace contre les fourmis. La formule bombe insecticide est très utile à l'intérieur des maisons.

Les nids sont détruits par arrosage avec une bouillie insecticide des produits les plus courants. Le poison dilué avec de l'eau est versé avec des récipients ou des pompes à main ou à moteur directement dans le nid. La quantité utilisée dépend de la taille du nid et de l'efficacité de l'insecticide.

Dans le cas de poudrage, le traitement doit être répété 2 ou 3 fois à des intervalles de quelques jours, car si la reine n'a pas été atteinte la colonie pourrait se reconstituer. Six mois plus tard, il est nécessaire de retraiter.

Pour la lutte, il est difficile de faire le choix parmi le millier d'articles qui ont été écrits sur les *Atta* et les *Acromyrmex*.

On applique également des fumigants divers et tous sont efficaces à l'intérieur des nids. Pour faire entrer l'insecticide, on utilise un bambou ou un tube métallique. Le Disulfure de Carbone, le Bromure de Méthyle peuvent être utilisés. La phostoxine ou phosphore d'Aluminium est trop toxique et dangereuse pour être employée bien qu'elle soit efficace partout.

Un fumigant, par définition, est une substance ou un mélange de substances qui produit du gaz, de la vapeur ou une fumée dans l'intention de détruire les insectes, les bactéries ou des Rongeurs. Les fumigants peuvent être volatiles, liquides ou solides aussi bien que gazeux. Ils sont en général utilisés à l'intérieur des bâtiments, des matériaux divers, des bateaux qui doivent être fermés pour retenir le fumigant. Dans le sol le fumigant peut être très efficace avec les fourmis si l'on prend les précautions élémentaires d'emploi recommandées.

Une fois le fumigant appliqué, il faut empêcher la vapeur de s'échapper et les cratères des nids doivent être soigneusement bouchés et pressés. Les cratères de détritus des *Atta* n'ont pas besoin d'être traités car ils ne sont pas connectés avec des jardins à champignons où le couvain. Les fumigants peuvent également être appliqués avec des cylindres à pression. Par cette méthode, le poison est introduit de force dans

le nid par les ouvertures. Les ouvertures du nid doivent aussitôt après l'opération être refermées. Il est parfois nécessaire dans les grands nids d'introduire plusieurs cylindres qui doivent être retirés après l'opération.

Dans le cas de la lutte contre les fourmis moissonneuses, on peut évidemment s'attaquer à leur nid. Des traitements de graines sont aussi efficaces.

Pour Campbell (1982), la façon la meilleure de réduire les pertes de graines par les fourmis, quand celles-ci sont semées par avion, est d'enrober la graine avec des insecticides bendiocarb ou perméthrine avant de les semer. Ces insecticides ne réduisent pas la germination et la viabilité des nodosités des Légumineuses. Ces insecticides ayant des LD50s mammaliennes très basses ne polluent pas. Il est évident que les autres pyréthroides sont tous aussi efficaces que la perméthrine et certains comme la dècaméthrine sont aussi actifs avec une moindre concentration.

Le poudrage ou la pulvérisation par insecticides des processions de fourmis telles que les Dorylines ou les Ponérines avec un pulvérisateur à dos (Knapsack sprayer) disperse aussitôt les fourmis ou les détourne de leur route. N'oublions pas cependant que les Dorylines ou les Oecophylles sont considérées par beaucoup de gens comme bénéfiques et non nuisibles.

b. Appâts

Les appâts empoisonnés sont très efficaces et recommandés contre les fourmis car les ouvrières se contaminent mutuellement et empoisonnent finalement la reine et le couvain. La grande variété des appâts utilisés sont à base végétale, telles que de la pâte de soja, de la pulpe de *Citrus* séchée et deshydratée, ou de la farine de manioc. Les appâts sont présentés sous forme de granulés cylindriques et sont appliqués à la main ou par avion généralement autour des pistes des fourmis pour qu'elles les emmènent à leurs nids.

La composition type d'un appât est la suivante : pulpe séchée de Citron, 0.2 ou 0.4 d'aldrine, 5 % de pâte de soja ou d'huile de tournesol. Si l'appât est appliqué par avion, on dispose 2 à 3 kg par hectare.

L'usage très répandu d'appâts empoisonnés a commencé dans les années 1960 avec le Mirex (Perchlordecone), un insecticide stomacal, utilisé pour lutter contre le *Solenopsis*, les fourmis moissonneuses, les *Atta* ou fourmis coupe-feuilles, etc.

Deux formules existent : le Mirex 300 à 0.3 % et le Mirex 450 à 0.45 % de matière active. La formule globale du Mirex est C10 CL12. Il s'agit d'un organochloré qui se présente sous la forme d'un solide blanc, non volatil, insoluble dans l'eau. Il est modérément dangereux (LD50 = 306mg Rat/kg), mais il est dangereux pour les poissons et les abeilles. Le produit est aussi phytotoxique et il a été interdit en 1978. Certains appâts utilisent l'aldrine (un insecticide également interdit dans beaucoup de pays), d'autres l'heptachlore, le chlordane, le nonachlore et d'autres enfin un mélange aldrine/dieldrine. La plupart de ces insecticides organochlorés ne sont plus autorisés à présent.

D'après Littleddyke et al. (1978), l'addition de produits attractifs aux appâts pour le contrôle des *Atta* améliore le résultat final. Les organochlorés, outre qu'ils sont polluants et retirés du commerce, sont moins efficaces que le mirex et souvent répulsifs pour la fourmi ou ont une action trop rapide : Ils tuent les ouvrières avant qu'elles apportent le poison au nid.

Un autre insecticide, le Diméthylarsinate de Sodium, un sel de l'Arsenic, soluble dans l'eau, plus connu sous le nom de Cacodylate de Soude, agit aussi par ingestion sur les fourmis. La formulation est de 2 % de matière active. Le produit est phytotoxique.

A Trinidad, des appâts de pulpe de *Citrus* sont parfois utilisés mais ils sont sensibles à la pluie et se désintègrent facilement. Jutsum et al., (1981), Robinson et al. (1982) proposent l'addition aux appâts (*Citrus*, Soja, Orange) de phéromones de piste, le méthyl 4-méthylpyrrole-2-carboxylate mais les résultats sont assez décevants.

L'addition d'acide propionique aux appâts de pulpe de citron ou de jus d'orange protège celui-ci contre les moisissures. Des recherches pour trouver des matrices d'appâts et des insecticides nouveaux pour remplacer le Mirex ont été entreprises par différents auteurs (Etheridge et al., 1978, Phillips et al., 1976-1979, Cherrett et al., 1973, Cherrett, 1973, etc...). Toute une gamme d'insecticides ont été testés. La perméthrine, la dècaméthrine, le pirimiphosméthyl, le bendiocarb, l'aldrine, etc ; ont donné des résultats rapides mais le danger d'utiliser les pyréthroides en appâts est leur trop grande rapidité d'action. Parmi les 30 composés testés contre *Acromyrmex octospinosus* (Reich) ceux qui ont été les plus efficaces comparés au Mirex sont les suivants : chlorfenvinphos, dichlofenthion, carbophenothion, mecarbam, crotoxyphos, dioxathion, et fospirate. Vicelli et al. (1984) a testé au laboratoire au Brésil les ouvrières d'*Atta laevigata* et *A. sexdens* par application topique et les LD50s de 5 organophosphorés ont été ainsi déterminés.

Pour Cherrett et al. (1973), les qualités d'un bon appât sont les suivantes :

1. Etre attractif pour la fourmi.
2. Etre amené au nid.
3. Etre suffisamment lent pour être emmené sur de longues distances et avoir son poison distribué à travers toute la colonie avant que les symptômes d'empoisonnement apparaissent.
4. Etre spécifique.
5. Avoir une toxicité mammalienne faible.
6. Avoir une proportion faible de poudre inerte, assez pour avoir une bonne couverture de la zone et obtenir un bon rendement pulvérisé d'avion.
7. Rester sur le sol longtemps, résister aux moisissures pour dix jours environ sous des conditions de haute température, d'humidité et de pluie.
8. Contenir un produit toxique biodégradable qui ne s'accumule pas dans l'environnement.

Le Mirex remplit ces conditions assez bien, mais non cependant les numéros 4,6 et 7 et 8.

Philips et al. ont montré dès 1976 que dans la lutte contre les *Atta* en enrobant en microcapsules des insecticides non organochlorés à action rapide (organophosphorés, carbamates, pyréthroides) on pouvait produire des formicides actifs et efficaces, peut-être parce que l'encapsulation retarde l'action toxique.

En substituant la vermiculite mêlée de jus d'orange, à la place de pulpe de citron séchée, on obtient ainsi une matrice efficace pour la constitution de l'appât.

Monomorium pharaonis (Linne), une fourmi tropicale, envahit progressivement les bâtiments publics en Angleterre, notamment les hopitaux. Pour tuer ces fourmis, on essaie actuellement un appât hormonal le méthoprène ou altosid. Il s'agit d'un régulateur de croissance (IGR), une hormone mimétique, fabriquée par Zoecon aux USA, généralement employée contre les larves de moustiques. Il n'est pas polluant et contre le *Monomorium* le produit commercialisé s'appelle « pharorid bait ». Les résultats obtenus avec les IGRs sont variables et le coût des produits est élevé. Normalement, la substance est apportée à la reine par les ouvrières. Elle modifie le développement des larves et en 4 mois et demi environ la fourmilière s'éteint d'elle-même.

c. Antibiotiques et Répulsifs

Rappelons que dans le chapitre 4, nous avons parlé de la découverte d'Hubbell et al. (1983). La légumineuse *Hymenaea courbaril* Linné est une des 25 espèces du genre vivant en Amérique Tropicale. Les membres de ce genre ont la particularité de produire une résine autour des racines. Cette résine est récoltée pour faire des vernis. C'est aussi la plante à ambre du Miocène américain car cette résine a souvent englué des Insectes. C'est le copal. Or cette plante produit un terpénoïde, le caryophyllène époxide, qui constitue un antibiotique à effet antifongique. Le produit empêche le

développement de *Rozites gongylophora* cultivé par les fourmis. D'où l'idée de faire mourir les fourmis de faim en incluant le produit toxique dans leur nourriture.

Il résulte d'études de laboratoire faites aux USA et de tests réalisés à Costa Rica que les extraits volatiles d'*Astronium graveolens* (Anacardiaceae) contenant le trans-B-ocimène sont extrêmement répulsifs pour *Atta cephalotes* (L.), même pulvérisés sur les feuilles de *Spondias mombin*, une autre Anacardiaceae, et une des plantes préférées de la fourmi (Chen et al., 1984). Le produit semble doté d'effets fongicides comme dans le cas précédent.

Le jackbean (*Canavalia ensiformis*), une Légumineuse, semble contrôler rapidement les nids d'*Atta* spp. en Colombie (Mullenax, 1979), car les fourmis qui collectent la plante cessent rapidement toute activité en trois jours. Le principe actif semble être le déméthylhomoptérocarpine, un fongicide actif.

Certaines plantes ou extraits de plantes sont connus pour leur effet toxique ou antibiotique sur les fourmis ou leurs cultures. Il est possible que dans le futur certains produits soient commercialisés.

Des produits répulsifs, avec « antifeeding effect » peuvent être conçus pour éloigner les fourmis coupe-feuilles des cultures ou des arbres à protéger. Ces produits sont encore à l'essai mais nul doute que certains seront mis au point dans un avenir prochain.

4. LUTTE BIOLOGIQUE ET FOURMIS

Le problème se pose sous deux angles différents : La lutte biologique contre les fourmis utilisant leurs pathogènes et prédateurs et l'emploi des fourmis dans la lutte biologique contre les ennemis des cultures.

a. Lutte biologique contre les fourmis

Les fourmis, on le sait, ont de très nombreux ennemis naturels, prédateurs et pathogènes, dont les principaux sont les champignons. Une étude restée classique des ennemis des fourmis est donnée par Bequaert (1922) détaillant d'abord les Arthropodes (Araignées, Coléoptères, Névroptères, Diptères, Hyménoptères), puis les Vertébrés (Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères, c'est-à-dire Echidnés, Oryctéropes, Pangolins, Tatous, Fourmiliers). La liste en est extrêmement détaillée et il est difficile d'y ajouter du nouveau. Cependant, tous ces animaux sont des prédateurs et on ne peut décemment manipuler ces prédateurs qui sont en équilibre avec leur milieu et leur pays d'origine.

Dans le chapitre 11, nous avons passé en revue quelques champignons provoquant des maladies chez les fourmis. Ces champignons ne sont pas encore pour la plupart manipulables et l'effet du *Bacillus thuringensis* sur les fourmis n'est pas très bien connu. Il y a bien d'autres pathogènes connus et malheureusement dans l'état actuel de la recherche peu semblent éventuellement utilisables. Quand aux parasitoïdes, le domaine est encore bien peu exploré, mais il semble bien peu pratique de s'attaquer à une colonie qui comprend tellement d'ouvrières stériles.

Nous donnons ci-dessous une liste des parasitoïdes connus chez les fourmis (Herting et al., 1977). Nous ne mentionnons pas les prédateurs qui sont pour la plupart des Diptères Asilides, Calliphoridae, Hyménoptères Sphecidae, Coléoptères Chrysomélidae Clytrinae, Hémiptères Réduviidae, Névroptères Dilaridae. On a même signalé deux Pseudoscorpions véhiculés par *Oecophylla smaragdina* Fabricius : *Paratemnus ellingseni* Beier et *P. salomonis* Beier. Aucun de ces prédateurs ou phorétiques n'a une grande efficacité dans le contrôle des fourmis.

Liste des parasitoïdes :

Strepsistères

Myrmecolax borgmeiri Hofeneder (Strepsiptera) sur *Eciton dulcius*

Forel en Argentine.

Hyménoptères Eucharitidae

Stilbula cynipiformis Rossi

sur *Camponotus herculeaneus* Linne, *Pheidole pallidula* Nyl. Paléarctique

Eucharis scutellaris Gahan sur *Formica* sp., *Formica fusca* Linne, Corée,

Eucharis adscendens Fabricius sur *Formica rufa* Linne. Tchécoslovaquie.

Pseudometagea schwarzi Ashmead sur *Lasius neoniger* Emery. Canada.

Chalcura deprivata Walker. Sri Lanka.

Kapala terminalis Ashmead. Cuba.

Schizaspidia convergens Walker. Sri Lanka.

Ces trois espèces parasitent la fourmi *Odontomachus haematodes* L

Orasema wheeleri Wheeler sur *Pheidole carbonaria* Pergande, Texas.

Orasema robertsoni Gahan sur *Pheidole dentata* Mayr. USA.

Orasema minutissima Howard sur *Wasmannia auropunctata* Roger. Cuba.

Hyménoptères Braconidae

Bracon greeni Ashmead sur *Cataglyphis bicolor* Fabricius

Elasmosoma berolinense Ruthe sur *Formica fusca* Linne et *Formica polyctena*

Förster. Allemagne. Italie.

Elasmosoma petulans Muesebeck sur *Formica sanguinea* Latreille USA.

Diptères Tachinidae.

Strongygaster globula Meigen sur *Lasius alienus* Förster Allemagne.

Cela fait en tout 11 Hyménoptères Eucharitidae, 3 Hyménoptères Braconidae, 1 Diptère Tachinidae et un Strepsiptère qui sont actuellement connus. Aucun ne semble exploitable actuellement pour de multiples raisons dont celles qui sont inhérentes aux insectes sociaux.

D'autre part, les chances de parasiter les fourmis avec ces Hyménoptères Eucharitidae sont tellement faibles que la manipulation de ces parasites semble sans espoir. D'après Lucien Berland (in Grassé, 1951), quelques dizaines d'œufs survivent seulement parmi une dizaine de milliers.

Jouvenaz (1983) a passé en revue les ennemis naturels de *Solenopsis invicta* Buren et *S. richteri* Forel. La liste comprend des pathogènes et des prédateurs qui malheureusement ne suivirent pas la fourmi quand les *Solenopsis* furent importés aux USA.

Parmi les pathogènes détectés au Brésil, on peut citer un virus, une bactérie indéterminée, un champignon, deux microsporidies *Thelohania solenopsae* Allen et Buren et *Burenella dimorpha* Jouvenaz et Hazard et une Néogregarine coelomique *Mattesia geminata* Jouvenaz et Anthony.

Jouvenaz cite comme parasitoïdes des *Solenopsis* un Strepsiptère *Stichotrema wigodinskii*, des Phoridae, *Apodictania* sp. et *Pseudacteon* spp., deux Hyménoptères Eucharitidae *Orasema crassa* DeSantis, *Orasema* spp., et un parasite social *Solenopsis daggueri* (Santschi).

De toutes ces espèces, si l'on élimine les parasitoïdes non manipulables actuellement, il ne reste que le champignon parasite de l'hémolymphe et la bactérie qui seraient éventuellement utilisables mais après de longues recherches. Rien actuellement n'est vraiment prometteur.

Un contrôle cultural peut être entrepris pour lutter contre les fourmis coupe-feuilles en labourant le sol ce qui dérange les nids. De plus les cultures entreprises près des forêts sont plus vulnérables que les autres.

b. Emploi des fourmis dans la lutte biologique contre les ennemis des cultures

Une analyse de l'importance économique de *Solenopsis invicta* Buren aux USA a été entreprise par Apperson et al. (1983). Des conséquences médicales des piqures sont rapportées, surtout des réactions allergiques, mais il est difficile d'en évaluer le coût (traitement médical, perte en hommes/heures, mortalité). L'importance agricole de *Solenopsis invicta* réside surtout en la construction de monticules qui nuisent aux machines agricoles, en l'élevage de cochenilles sur les pins, et en dommage occasionnel sur les jeunes pousses de maïs. Ceci est contrebalancé par l'enrichissement du sol en matières azotées, et la prédation des ravageurs des cultures tels *Diatraea saccharalis* (F.) sur la canne à sucre et *Anthonomus grandis* Boheman, le fameux Bollworm weevil, sur Coton. Il est donc difficile d'évaluer les pertes réelles causées par la fourmi.

La faune des fourmis aux Tropiques est complexe. La distribution des fourmis dans l'espace végétal, en particulier dans les cultures, est appelée la « mosaïque à fourmis », l'ant mosaïc des auteurs anglo-saxons. Elle est déterminée par des considérations d'habitat dues à des incompatibilités mutuelles. Par exemple, (Franz et al., 1977), *Oecophylla longinoda* est incompatible avec *Anoplolepis longipes* sur Cocotier à Zanzibar, *Macromischoides aculeatus* avec *Camponotus* au Ghana sur Cacao et *Dolichoderus bituberculatus* avec *Anoplolepis longipes* à Java sur Cacao. Les interractions deviennent extrêmement complexes quand on pense qu'on compte 250 espèces de fourmis dans les plantations de Cacao au Ghana, s'excluant les unes les autres. Comme l'écrit Leston (1978), toutes les plantations de cacao ont une mosaïque à fourmis et celles-ci ne sont qu'un segment d'une mosaïque pantropicale. La recherche d'un programme de lutte intégrée est un objectif primordial dans le cas de ces insectes, car l'utilisation d'un insecticide peut rompre la mosaïque et provoquer des catastrophes.

La compétition entre les espèces dominantes a été confirmée par l'observation de batailles interspécifiques et si une espèce dominante est enlevée, les espèces voisines remplissent aussitôt le vide laissé.

D'après Leston (1978), les mosaïques tropicales décrites l'ont été surtout dans l'Ancien Monde. En Bolivie et au Brésil, au moins 2 Ponérines, 8 Dolichodérines et 2 Myrmécines sont les fourmis dominantes et généralement distribuées entre elles en mosaïque. Celle-ci diffère des mosaïques de l'Ancien Monde parce qu'elles ont les Dolichodérines et les Ponérines dominantes et pas de Formicines dominantes. Leston voit cette distribution des fourmis comme étant due à une distribution pré-Tertiaire liée à la dérive continentale. Cette distribution semble avoir eu une grande influence sur la distribution des ravageurs du cacao notamment.

Quelques soient les raisons sous-jacentes à ces associations entre espèces dominantes et espèces dominées, la connaissance de ces associations est utile au contrôle des ravageurs (D. Jackson, 1984). Comme le mentionne cet auteur, *Camponotus acvapimensis* et *Pheidole megacephala* qui coexistent avec *Oecophylla longinoda* au Nigéria ont été incriminées dans la distribution d'une maladie fongique du cacao en transportant des particules de sol dans les arbres pour construire les abris pour leurs Homoptères. Manipuler *Oecophylla longinoda* n'est pas toujours bénéfique car au Nigéria on a accusé cette fourmi d'être indirectement responsable de la diffusion de deux autres sérieuses maladies du cacao.

Cependant la distribution des nids de *Oecophylla smaragdina* est une vieille tradition en Chine (Chen, 1962) et au Vietnam pour lutter contre les défoliateurs de cultures, notamment sur le *Citrus*. C'est actuellement pour les chinois le meilleur insecticide biologique connu et le moins polluant. Pour beaucoup de plantes, l'élevage des Coccides est un désavantage minime, quand il n'y a pas de transmission de maladies et c'est largement compensé par la destruction des ravageurs. Cette distribution des nids a été réalisée par la collecte de ceux-ci dans des sacs en toile ou par la construction de nids artificiels. Il faut toutefois vérifier que le nid récolté contient une reine, car ce n'est pas toujours le cas dans les nids de feuilles cousues. De

semblables expériences ont été réalisées au Ghana en utilisant des nids d'*Oecophylla longinoda* pour lutter contre des ravageurs.



Fig. 44 — Nid d'*Oecophylla smaragdina*, fait de feuilles cousues ensemble par la sécrétion soyeuse des larves (d'après Dumpert, 1978). Fréquent dans de nombreux arbres dont les *Citrus*.

Francis Bernard (1968) mentionne les expériences tentées avec succès en Italie et en Russie pour introduire les fourmis rouges, les *Formica lugubris*, *F. polyctena*, *F. rufa* pour lutter contre les ravageurs des forêts, surtout les chenilles processionnaires et les Tenthredés. Bernard mentionne aussi des expériences semblables tentées en Suisse, Allemagne et Pologne. Bernard souligne cependant que le seul défaut des *Formica* c'est d'imprégner le sol d'acide formique.

Le transfert de *Dolichoderus bituberculatus* et *Wasmannia auropunctata* pour contrôler les Capsides sur le cacao a été achevé avec succès en fabriquant des nids avec des sections de bambous remplis de feuilles séchées et des paquets de feuilles de raphia qui sont laissées un certain temps pour assurer la colonisation.

Il faut noter à propos des bons points qu'on peut donner aux fourmis que *Oecophylla longinoda* est un prédateur des *Theraptus* (Coréidés) sur Cocotier à Zanzibar (Krantz et al., 1977), mais là où la fourmi est remplacée par *Anoplolepis longipes* le contrôle s'arrête. *Oecophylla smaragdina* contrôle fort bien aux Salomon le ravageur du Cocotier, *Amblypelta coccophaga* (Coréides) mais le contrôle s'arrête également lorsque la fourmi est remplacée par *Pheidole megacephala*. De la même façon le contrôle des Capsides *Helopeltis* sur le cacao à Java par la fourmi *Dolichoderus bituberculatus* peut être brisé par l'invasion d'*Anoplolepis longipes*. Par

contre, *A. longipes* est un excellent prédateur des Curculionides *Pantorhytes* du cacao en Papouasie Nouvelle Guinée (Lamb, 1974). Egalement, *Wasmannia auropunctata* contrôle avec succès le Capside *Sahlbergella singularis* sur cacao au Cameroun.

Des expériences ont été réalisées au Texas (Jones et al., 1979). On a introduit des *Solenopsis invicta* dans un champ de coton planté de bonne heure, tandis que les fourmis ont été éliminées par le Mirex dans une zone témoin. Dans le champ à fourmis la prédation par les fourmis réduisit le nombre des *Anthonomus grandis* (Curculionides) et les dommages au coton comparés étaient de 16.6 % dans la zone avec fourmi contre 38.8 % dans la zone traitée au Mirex. Par contre Sterling et al. (1971) avaient auparavant conclu que les *Solenopsis* ne réduisaient pas tellement la faune des ravageurs des champs de coton (47 espèces). Il est vrai que cette expérience était antérieure de huit ans à la précédente. Cependant Sterling admettait que la fourmi attaquait l'*Anthonome* et les chenilles d'*Heliothis* et était finalement un prédateur important dans les agroécosystèmes du coton. L'impact économique des *Solenopsis* doit être réétudié car certains auteurs recommandent de planter le coton, le maïs, les arachides plus tôt dans l'année avant que l'activité de la fourmi atteigne son maximum (Lofgren, 1982). Une question reste posée : Le *Solenopsis* est-il ou non utile au coton ?

Lorsque la nécrose des pousses d'*Eucalyptus* se développa aux Salomon en 1973 sur les jeunes pieds transplantés on ne put isoler l'organisme responsable (Macfarlane et al., 1976). Le Coreide *Amblypelta cocophaga* fut identifié comme étant le vecteur. Le contrôle a été réalisé avec succès en introduisant la fourmi *Oecophylla smaragdina* dans les champs d'essai.

Dans d'autres domaines, on l'a déjà vu, les nectaires extra floraux ou leurs homologues (blessures produisant des exsudations) peuvent en encourageant les fourmis protéger la plante contre ses ravageurs (Scott, 1979). Par exemple, une association bénéfique s'est instaurée en Australie entre *Banksia media* (Protéacées) et les fourmis, car le nectar produit à partir des blessures faites par des insectes (chenilles et Curculionides) sur la conflorescence immature, encourage les fourmis à parcourir celle-ci. Cela donne une protection efficace contre les ravageurs et augmente la production de graines. Les *Banksia* sont pollinisées par les oiseaux. Ce cas de blessures sucrées n'est pas unique. Souvent, nous avons vu les fourmis au Sénégal sur la côte de Casamance patrouillant les fruits des *Annona* sauvages percés par les Hémiptères.

Rappelons les conditions posées par Bentley (1977) pour l'efficacité d'un système de protection utilisant les pseudonectaires :

1. Les fourmis doivent être présentes sur la plante.
2. Elles doivent être agressives contre les herbivores ou être prédatrices de ces herbivores (*Oecophylla*, *Solenopsis*).
3. La plante doit être vulnérable à l'attaque des herbivores
4. L'écoulement des nectaires doit coïncider directement avec l'activité des herbivores. Ajoutons aussi avec le développement des organes à protéger (fleurs, fruits, etc).

Un travail récent de Koptur (1984), sur deux espèces néotropicales d'*Inga* (*I. densiflora* Benth et *I. punctata* Willdenow) a pu démontrer la protection efficace des feuilles exercée par les fourmis, plus spécialement *Pheidole biconstricta*. Cette protection semble varier selon l'espèce de fourmi incriminée. Notons que les Ponerinae sont efficaces pour lutter contre certaines petits Diplopodes en Afrique et que nous avons été tentés de les introduire au Cap Vert pour lutter contre les *Spinotarsus*, importés accidentellement de l'Angola et qui causent de gros dégâts aux cultures maraichères. Nous y avons cependant renoncé de peur de rompre l'équilibre déjà si précaire de l'écosystème insulaire. L'exemple des introductions de fourmis (*Solenopsis*, *Iridomyrmex*) est là pour faire réfléchir.

Quatre espèces de fourmis sont importantes dans le contrôle d'un Coreide, *Amblypelta cocophaga* China, aux Salomon (Greenslade, 1971) qui cause la chute prématurée des noix de coco. *Oecophylla smaragdina* (F.) et *Anoplolepis longipes*

(Jordan) protègent la plante tandis que les deux autres *Iridomyrmex cordatus* Fr. Smith et *Pheidole megacephala* (F.) ne la protègent pas.

Des changements sont intervenus ces dernières années dans l'équilibre de cette petite « mosaïque » de fourmis et donc dans la protection accordée à la noix de coco. Seules l'*Oecophylla* et l'*Iridomyrmex* sont indigènes et arboricoles les deux autres sont introduites et terricoles. La compétition est interspécifique et pouvoir manipuler les proportions des fourmis serait peut-être le moyen d'assurer une meilleure protection aux Cocotiers.

Comme on le voit, la lutte biologique utilisant les fourmis semble prometteuse. Elle a déjà été tentée sur une grande échelle en Italie dans les forêts de pins de la péninsule et elle représente une tradition millénaire chez les chinois. Il faut toutefois se méfier des introductions de fourmis et, si possible, utiliser à bon escient les espèces locales en manipulant leur équilibre. Pour cela, une bonne connaissance de la biologie des espèces incriminées est nécessaire.

5. LUTTE INTÉGRÉE ET FOURMIS

Le but final est donc non pas de détruire systématiquement les fourmis, mais d'essayer d'utiliser leurs capacités prédatrices dans un effort de lutte intégrée.

En utilisant des pièges, Whittaker calcula qu'en une heure, l'après-midi, les *Formica* des bois enlevaient 100.000 pucerons et 2.000 chenilles par acre (40 ares) de bois. Il coupa l'accès de certains troncs aux fourmis en mettant des bandes de graisse et découvrit que sur les arbres sans fourmis les ravageurs enlèvent 10 % des feuilles et la quantité est réduite à 1 % quand les fourmis sont présentes. En réduisant la photosynthèse, une perte de 10 % des feuilles réduit la production de bois à 30 %. Les tentatives d'introduction précédentes faites en Italie et en Allemagne, concernaient les forêts de conifères, le travail de Whittaker concerne les forêts à feuilles caduques et fut effectué en Angleterre. Il est évident que pour une bonne lutte biologique, les fourmis correctes doivent être introduites, non celles qui encouragent les pucerons. C'est à partir de cette optique qu'une bonne lutte intégrée doit être réalisée, surtout si elle emploie avec doigté des insecticides. Majer (1978) arrive à la même conclusion pour *Acacia saligna*, près de Perth, en Australie occidentale.

Le comportement agressif des fourmis entre elles est particulièrement visible à l'intérieur des mosaïques du Cacao (Majer, 1976), mais plusieurs espèces peuvent coexister pacifiquement en espaçant leur temps de sortie. Il reste possible d'altérer la structure d'une mosaïque en interférant artificiellement avec l'équilibre compétitif entre les espèces et en altérant l'habitat de façon à favoriser certaines espèces aux dépens d'autres. Mayer a ainsi remarqué que le remplacement artificiel d'espèces peu utiles par *Oecophylla longinoda* (Latreille) ou *Macromischoides aculeatus* (Mayr) peut protéger le cacao contre certains de ses ravageurs. La structure de la mosaïque reste incroyablement compliquée et elle est aussi influencée par des impondérables, tels que le climat, la pluie. Le but de Majer est de développer un schéma de lutte intégrée pour les ravageurs et les maladies du cacao, tout en manipulant la distribution des fourmis.

Onze parmi les cinquante-deux espèces de fourmis au Ghana peuvent être qualifiées de dominantes. L'abondance peut aussi être évaluée en biomasse car en moyenne *O. longinoda* (Latr.), *Crematogaster striatula* Emery et *Macromischoides aculeatus* (Mayr) comptent pour 70.6 %, 13,9 % et 4.6 % du poids total des échantillons.

Lorsqu'on doit utiliser des insecticides, il faut donc tenir compte des impératifs de la lutte biologique et des fourmis. Il faut aussi, si possible, réduire au minimum l'utilisation des insecticides en entreprenant des pratiques culturales qui influencent la récolte, ce qui généralement est plus facile à exécuter dans les pays tempérés.

La définition donnée par la FAO (1966) de la lutte intégrée est la suivante : « Un système de contrôle d'une population de ravageurs qui utilise toutes les techniques possibles d'une manière compatible afin de réduire les populations de ravageurs et les maintenir à des niveaux au dessous de ceux causant des dégâts d'importance économique ».

L'intégration de la lutte biologique et chimique a été un principe de base des programmes de lutte intégrée, souvent couronnés de succès. Il faut souhaiter que les entomologistes tiennent compte de ces directives et ne détruisent pas systématiquement les fourmis sans réfléchir aux conséquences incalculables que peuvent avoir pour les écosystèmes naturels et les agroécosystèmes l'emploi abusif des poisons synthétiques dont certains sont de dangereux polluants de l'environnement.

PLANCHES



Fig. 1 Fruits de *Clerodendrum fragrans* Willd. (Verbénacées), hémimymécophyte, abritant de nombreuses fourmis autour des pseudonectaires. Nord Viêt-nam. En période de fructification, les fourmis abandonnent la plante.



Fig. 2 *Clerodendrum fragrans*, détail du calice avec les pseudonectaires.



Fig. 3 Fourmis suçant les pseudonectaires de la base de la face inférieure des feuilles de *Clerodendrum fragrans*.

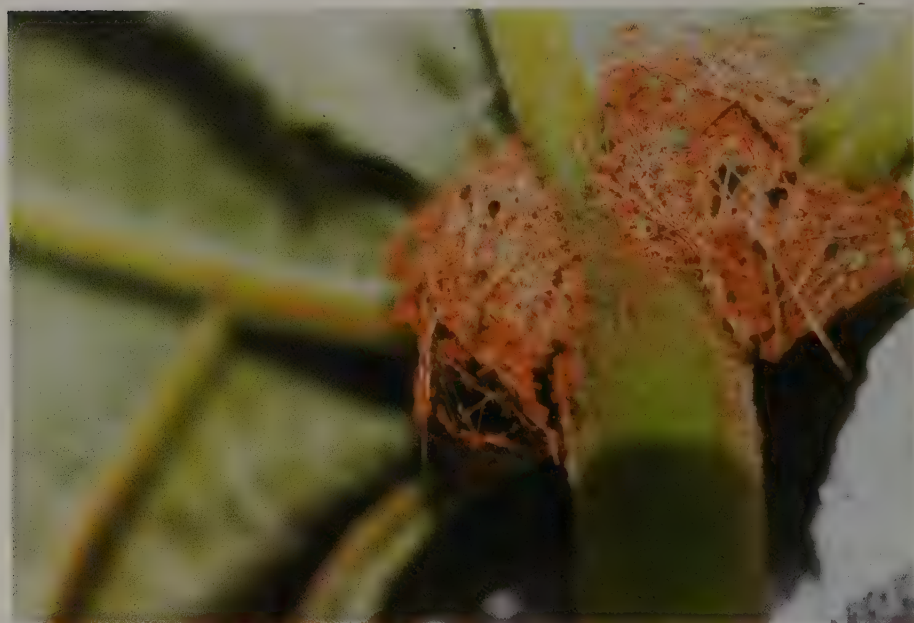


Fig. 4 Pseudonectaires de la base des feuilles couverts d'abris par les fourmis en période estivale sèche. Nord Viêt-nam, forêt de Cuc Phuong.



Fig. 5 *Acacia seyal* Del. var. *fistula* (Schweine) Ol. dilatations stipulaires habitées par les fourmis au Kenya, mais non au Sénégal dans le jardin botanique (photo Condamin, IFAN, Dakar).



Fig. 6 Galles causées probablement par des Tingides sur pétioles de *Clerodendrum fragrans*. Forêt de Cuc Phuong, Nord Viêt-nam.



Fig. 7 *Myrmecodia* sp., (Rubiaceae), épiphyte sur *Casuarina nodiflora* à Goroka, 1 500 m, Nouvelle-Guinée.



Fig. 8 La même plante, plus fortement grossie. On voit les baies blanches sur une feuille et les feuilles dévorées par les charançons du genre *Oribius* et les chenilles.



Fig. 9 Tubercles renflés en section médiane montrant les cavités à fourmis et quelques racines internes. Les épines caractéristiques du genre sont visibles autour du tubercule.



Fig. 10 Cavités internes plus grossies avec racines internes et tubercules subérifiés.



Fig. 11 *Hydnophytum formicarum* Jack. (Rubiacées). Forêt primitive de la Thaïlande. Coupes du tubercule montrant les cavités.



Fig. 12 La même entière, montrant les trous d'entrée des fourmis.



Fig. 13 La même montrant les feuilles dévorées par les phytophages tolérés par les fourmis.



Fig. 14 Le même tubercule montrant l'absence des épines extérieures présentes chez les *Myrmécodia*.



Fig. 15 *Oecophylla longinoda*. Nid sur *Citrus*. Bobo Dioulasso, Haute-Volta.



Fig. 16 La même. Fourmis actives à reserrer les feuilles d'un *Citrus* pour reformer leur nid.



Fig. 17 *Hydnophytum formicarum* Jack (Rubiacées avec baies rouges collantes). Exemple de serre, originaire de Malaisie. Serres de Botanique Tropicale, Paris.



Fig. 18 *Dischidia rafflesiana* Wall., à côté des feuilles ordinaires, rondes, des feuilles incurvées qui contiennent des racines sur l'épiderme morphologiquement inférieur qui absorbent l'eau et l'azote de l'humus produit par les fourmis. Les feuilles-réservoirs sont couvertes de cire. Exemple de serre originaire d'Asie tropicale. Serres de Botanique Tropicale, Paris.

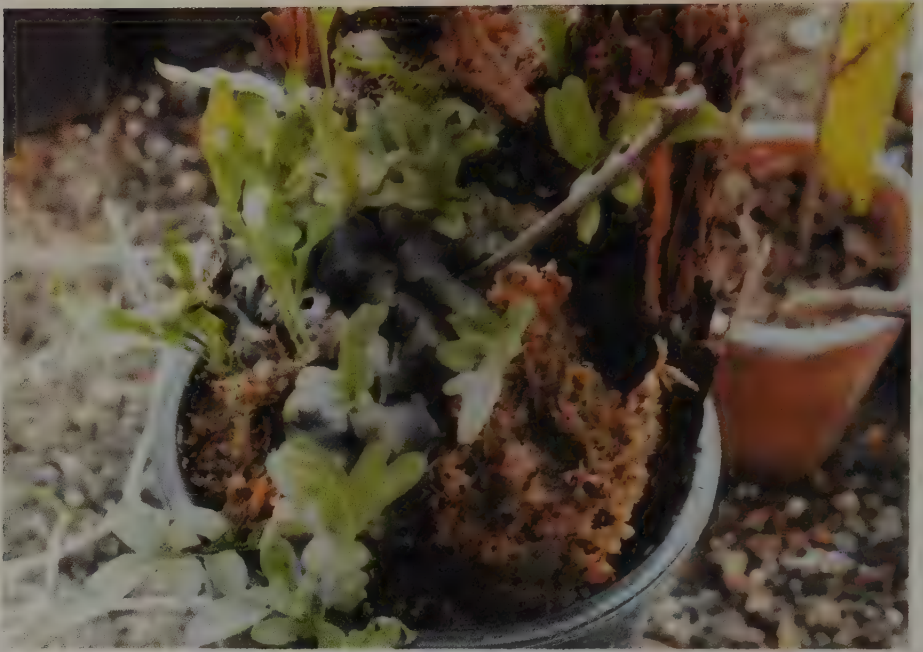


Fig. 19 *Lecanopteris* sp., Polypodiacée myrmécophyte de Bornéo. Exemple de serre. (Serres de Botanique Tropicale, Paris).



Fig. 20 Le même, plus fortement grossi montrant le rhizome abritant les fourmis. (Serres de Botanique Tropicale, Paris).



Fig. 21 *Dischidia collyris* Wallich (Asclépiadacées), feuilles en « lamellibranch » montrant les racines (Serres d'Orsay).



Fig. 22 *Dischidia benghalensis* Colebrooke (à gauche) et *D. nummularis* R. Brown (Asclépiadacées) (Serres d'Orsay).



Fig. 23 *Tococa guianensis* Aublet (Melastomatacées) montrant les poches foliaires (Serres d'Orsay).



Fig. 24 Le même, montrant en dessous les trous pairs d'entrée des fourmis (Serres d'Orsay).



Fig. 25 *Schomburgkia tibicinis* (Bateman) du Mexique (Orchidées) montrant le pseudobulbe habité et les trous d'entrée des fourmis (Serres de la Ville de Nancy).



Fig. 26 La même Orchidée, vue de dessus.



Fig. 27 *Cecropia glaziovii* (Urticacées). Jeune plante avec trichilia sous les pétioles. Amérique Tropicale (Kew Gardens).



Fig. 28 Le même, détail des trichilia avec corps de Belt (Kew Gardens).



Fig. 29 *Acacia spadicigera* (Legumineuses). Mexique. Epines stipulaires avec trou d'entrée. (Kew Gardens).



Fig. 30 *Tillandsia caput-medusae* (Broméliacées) Epiphyte à fourmis. Amérique Tropicale (Kew Gardens).



Fig. 31 *Hydnophytum* sp. (Rubiaceées). Malaisie. Premier trou préformé de l'axe hypocotyle qui sera colonisé. (Kew Gardens).



Fig. 32 *Hydnophytum* sp. (Rubiaceées). Baies rouges dont la distribution est ornithochore et myrmécochore. Malaisie. (Kew Gardens).



Fig. 33 *Hydnophytum* sp. (Rubiaceae). Pseudotubercule lisse avec trous d'entrée des fourmis. Malaisie (Kew Gardens).

CONCLUSIONS

Au terme de ce livre sur les Fourmis et les Plantes, nous avons essayé d'en passer en revue tous les aspects depuis les fourmis tisseuses ou Oecophylles jusqu'aux plantes myrmécophiles. Ces dernières sont de mieux en mieux connues, mais certaines n'ont pas été réétudiées depuis plus de 60 ans et elles mériteraient une révision complète. Les botanistes systématiciens travaillent le plus souvent sur des spécimens desséchés d'herbiers où la partie conservée ne tient pas toujours compte des particularités anatomiques de la tige et souvent ces caractères passent inaperçus. Ou parfois, le récolteur pour éviter les morsures des fourmis coupe au dessus des domaties essayant de limiter sa récolte à la feuille et à la fleur. Bien sûr nos connaissances concernant les « grands » myrmécophiles, *Cecropia*, *Myrmecodia*, *Cordia*, *Barteria*, *Macaranga*, *Solenopteris*, *Lecanopteris*, *Tillandsia* et autres se sont approfondies, la physiologie en est mieux connue, les corps nourriciers, s'il y en a, mieux étudiés. Cependant les lacunes sont encore très grandes. Certains ont été fort mal étudiés et une révision s'impose bien que le classique travail de Bequaert qui date de 1922 constitue encore un classique en la matière. Certains présumés myrmécophytes cités dans ce travail ne le sont peut-être pas, mais nous avons tenu à ne rien laisser au hasard et à citer tous les genres susceptibles d'être myrmécophiles d'après les citations des auteurs. Il est difficile de connaître et de voir tous les myrmécophytes du monde et les quelques rares espèces douteuses que nous ne connaissons pas pourront toujours être vérifiées plus tard par des spécialistes.

Il y a tous les degrés dans la myrmécophilie depuis les adaptations « parfaites » de certaines plantes jusqu'aux essais maladroits de certaines autres. Nous avons essayé de ne rien oublier.

Quand à interpréter l'origine de la myrmécophilie, une fois qu'on a rejeté le lamarckisme ou l'hérédité des caractères acquis, il ne reste plus guère que le néo-darwinisme ou selon le terme créé récemment la coévolution, bien que le mécanisme de cette coévolution nous semble très difficile à comprendre sur une évolution d'une centaine de millions d'années. Comme l'écrivait de Wildeman, il n'y a pas qu'une seule myrmécophilie mais beaucoup de sortes et ces formations sont apparues parmi des familles sans relations aucunes entre elles. Par contre, certaines familles ont une tendance à la myrmécophilie, telles les Rubiacées, mais les structures offertes sont si différentes d'un genre, voire d'une espèce (*Macaranga*) à l'autre qu'il semble impossible d'y voir une communauté d'origine. D'autres familles semblent montrer une double tendance aux myrmécodomaties et aux acarodomaties comme les Sterculiacées.

Pour de nombreux auteurs modernes comme Dumpert (1978-1981), Wilson (1971) et Janzen (1966 et al.) le « fait » de la coévolution ne fait aucun doute. Comme l'écrit Dumpert « Il existe ainsi un mutualisme entre les fourmis et les *Acacia*. Ce mutualisme s'est développé au cours de la coévolution qui chez la plante amena la formation des épines caractéristiques, des corps de Belt, des nectaires foliaires et du feuillage permanent. En échange de quoi, les fourmis ont de la nourriture toute l'année. Le mutualisme a aussi résulté en un comportement agressif chez les fourmis contre tout envahisseur animal ou végétal ».

On ne peut affirmer comme Bernardin de St Pierre que ces plantes ont été créées

pour les fourmis et pourtant on dit qu'elles ont coévolué. On ne peut aussi dire qu'elles ont développé toutes ces structures complexes par chance et que les fourmis, parasites ou épiphénomènes, les ont occupées par hasard. Le problème laisse encore beaucoup de réflexion à nos philosophes.

Il est aussi difficile d'interpréter les nectaires extrafloraux comme de simples glandes d'écoulement des excès de sucres de la plante comme disait Gaston Bonnier. Ces pucerons « botaniques » semblent représenter plus pour la plante et généralement la présence des fourmis qui les exploitent semble hautement positive. Coévolution ? La plupart des auteurs modernes penchent pour cette interprétation.

Que dire de l'hyperévolution de ces nectaires extra-floraux et de leurs sécrétions ? Certains se sont adaptés chez quelques espèces de *Passiflora* et l'évolution y a produit des pseudonectaires qui miment les œufs des papillon *Heliconius*. Les femelles en quête d'oviposition évitent de placer leurs œufs sur des méristèmes dotés d'œufs réels ou seulement de mimes ressemblants. Ce mécanisme réduit les attaques de ces lianes par le Héliconiides (Gilbert, 1975). L'hypothèse a été vérifiée par des études de terrain basée sur des statistiques rigoureuses.

Un article récent (Rogers, 1985) montre que le nectar extrafloral peut être utile à la plante, pour d'autres raisons que le maintien des fourmis. Les recherches récentes suggèrent que la production de coton sans nectaires extrafloraux pour améliorer la résistance à quelques ravageurs peut être finalement négative puisqu'elle supprime les réservoirs nutritifs des parasitoïdes spécialisés. On maintiendra donc le coton à pseudonectaires ou alors on entourera les champs de plantes qui comme l'*Helianthus* procureront de par leurs nectaires extrafloraux abri et nourriture aux entomophages potentiels.

Il ne faut pas oublier que toutes les relations plantes-fourmis ne sont pas mutualistes et que dans certains cas l'avantage réside seulement dans un camp. Il est évident que les fourmis moissonneuses malgré les quelques graines qui se perdent profitent unilatéralement de la récolte aux dépens des Graminées. La myrmécochorie, par contre, est une association à profits réciproques.

Une dernière question, ? Les fourmis sont-elles utiles ? Il semble bien généralement que oui et que, hormis pour les *Atta* et les *Solenopsis* importés, le bilan fourmi-agriculteur semble bien positif. Elles font partie de l'écosystème de la forêt, luttent contre les phytophages et cela est si vrai qu'on les importe là où elles manquent pour lutter contre des parasites. Si les *Atta* et autres coupe-feuilles sont devenues nuisibles en Amérique du Sud, c'est seulement à cause d'une rupture par l'homme de l'écosystème et de sa conversion en agroécosystème. Si les *Solenopsis* n'avaient pas été accidentellement importées aux USA, elles n'eussent certainement pas commis de telles déprédations hors de leur milieu naturel là où elles sont en équilibre avec leurs ennemis. Les fourmis labourent et enrichissent le sol et sont utiles à la germination des graines. Les ravages des *Atta* dans les pâturages sont aussi dus à la rupture de l'équilibre naturel par l'homme et la transformation de la forêt en milieu d'élevage.

Il ne faut pas oublier que de nombreux insectes destructeurs sont mangés par les fourmis dans les forêts, les jardins, que les fourmis absorbent le miellat que les pucerons autrement rejetteraient sur le feuillage et comme le rappelait Brian (1977), elles consomment souvent des moustiques adultes et leurs œufs, les blattes et les insectes nuisibles des maisons.

Bien sûr, les fourmis élèvent, protègent et multiplient les pucerons et les cochenilles. Mais est-ce vraiment un problème agricole ? De nombreuses voix se sont élevées ces dernières années pour défendre les fourmis car la plante étant défendue il semble que le bilan était positif pour la plante mieux protégée.

Alors, pourquoi détruire les fourmis ? Pourquoi employer les insecticides ? Il semble malheureusement que dans les situations artificielles où l'homme s'est placé, introductions en terre étrangère, création d'écosystèmes nouveaux, il n'y ait pas d'autre solution. Alors, luttons seulement contre les fourmis quand c'est strictement nécessaire, mais luttons avec modération en pensant que ces petits insectes souvent

luttent silencieusement pour nous et représentent souvent de meilleurs insecticides, non polluants, que ceux que l'homme a pu inventer.

Concluons avec Brian (1977) : « Finalement, les fourmis sont un allié naturel pour l'homme dans ses efforts pour créer un monde à la fois confortable et intéressant ». Elles font partie de l'environnement et nous ne pourrons jamais les éliminer. Elles se sont adaptées aux plantes et à l'homme et lui survivront certainement comme elles l'ont précédé par plus de 90 millions d'années.

REMERCIEMENTS

Au terme de ce livre, nous tenons à remercier ceux qui nous ont aidé au cours de nos recherches et ont facilité la réalisation de notre documentation iconographique.

Tout d'abord, M. le Professeur P.P. Grassé, membre de l'Institut, et M. le Professeur R. Schnell, ancien directeur du Laboratoire de Botanique Tropicale à Paris VII et spécialiste de la Morphologie évolutive des Plantes Tropicales.

Egalement, nous tenons à remercier ceux qui nous ont aidés à la réalisation de la documentation bibliographique ou photographique. Ce sont MM. le Dr. J. Balazuc, Maître de Recherches au CNRS, M. Condamine, Entomologiste à l'IFAN, Dakar, Sénégal, Mme B. Delage-Darchen, Directeur de la Station biologique des Eyzies, M. Guy Delange, Maître de Conférences au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, G. Ducreux, Professeur de Botanique à Orsay, ainsi que M. H. Ehrmann chef de Serres et son assistant M. G. Pése à Orsay, M. H. Heine, botaniste au laboratoire de Phanérogamie au Muséum de Paris, M.P. Mattille, chef de Serres au Conservatoire de Botanique de Genève, M. Puig, Professeur de Botanique Tropicale à Paris, M.P. Valck, Conservateur du Jardin Botanique de Nancy.

Nous tenons à remercier tout spécialement M. Mauro Daccordi entomologiste qui nous a procuré la documentation italienne particulièrement difficile à réunir surtout en ce qui concernait l'œuvre d'Odoardo Beccari. Nous avons aussi une dette de reconnaissance envers le bibliothécaire de la FAO à Rome et ses adjoints qui avec une inlassable patience nous ont procuré des périodiques difficiles, y compris un ouvrage publié au Vatican sur les relations plantes/insectes.

A tous ceux que nous avons cité et à ceux que nous avons pu involontairement oublier nous tenons à exprimer notre très vive reconnaissance.

Malgré la documentation considérable que nous avons ramenée de nos voyages, il a été nécessaire de compléter par des photos de serres tropicales l'iconographie des plantes myrmécophiles. A tous ceux qui nous ont aidés dans cet effort vont aussi tous nos remerciements.

Nous tenons à remercier également nos collègues anglo-saxons, qui nous ont aidé dans la détermination de fourmis : MM. R.W. Taylor, CSIRO, Canberra, B. Bolton, British Museum (Nat. Hist.), Londres. Egalement, nos remerciements vont au directeur du Jardin botanique de Kew ainsi qu'à MM. P.B. Tindley de l'arboretum et M. Marsh de la Tropical Nursery à Kew. Sans leur aide, le repérage des plantes myrmécophiles eut été impossible. Nous remercions également le Dr Camilla Huxley pour son aide au département botanique de l'Université d'Oxford.

L'auteur n'étant pas lui-même professionnellement myrmécologue doit s'excuser si la terminologie employée pour les fourmis n'est pas toujours la plus récente. En effet, il est parfois bien difficile de s'y retrouver dans certaines synonymies et le principal c'est que le nom de la fourmi soit correct, même s'il n'est pas toujours le dernier en date. Le plus grand effort a été fait de se conformer aux derniers auteurs.

Paris, le 8 Mai 1985

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Cet Index est aussi complet que possible pour les travaux récents. Il a été impossible d'y insérer tous les travaux anciens et certains travaux d'entomologie appliquée qui sont trop généralisés ou ne concernent guère le sujet du présent livre. Nous renvoyons donc à Bequaert (1922) pour les travaux anciens et à Buckley (1982) pour la littérature moderne, ce dernier surtout en ce qui concerne la myrmécologie appliquée.

- ADDICOTT (J.F.) — Compétition for mutualists : aphids and ants. *Can. J. Zool.* 56 :2093-2096, 1978.
- AGUIRRE CASTILLO (C.) — Control de la hormiga arriera *Atta* spp. en plantaciones forestales. *Departamento de Invest. Forestal Ecuador* 14 pp., 1979.
- ANONYME — Leaf cutting ants. (1973-1981). *Commonw. Agric. Bureaux* : 56 pp., 1981.
- ASHLEY (T.) & J.F. GENNARO. — Fly in the Sundew. *Nat. Hist.* 80 :80-85, 1971.
- ALLUAUD (C.) & R. JEANNEL — Notes sur les Galles d'*Acacia drepanolobium* in *Santschi, Voyage Alluaud et Jeannel en Afr. Or.* 97-98 et 147-148, 1922.
- AMES (O.) & A.S. CORREL — Orchids of Guatemala. *Fieldiana Botany* 26 (2) : 399-727, 1953.
- AMOURIQ (L.) — Rapports entomologo-cryptogamiques. *Hermann ed., Paris* 230 pp., 1973.
- ANANTHAKRISHNAN (T.N.) — The Biology of Gall Insects. *Edward Arnold ed. London* : 400 pp., 1985.
- ANDERSON (J.A.R.) — The Flora of the Peatswamp forests of Sarawak and Brunei, including a catalogue of all recorded species of flowering plants, ferns and ferns allies. *Garden's Bull. Singapore* 20 : 131-228, 1963.
- ANDRADE (J.C.) & J.P.P. CARAUTA — The Cecropia-Azteca Association : A case of Mutualism ? *Biotropica* 14(1) : 15, 1982.
- ANDRADE (J.C.) — Corpúsculos de Müller : Uma possível defesa das embaúbas mirmecofitas contra a predação de suas flores. *Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro* 23 :1, 1982.
- AHN (T.N.) — Sur la structure anatomique et l'ontogénèse des Acarodomaties et les interprétations morphologiques qui paraissent s'en dégager. *Adansonia* 6(1) : 147-151, 1966.
- APPERSON (F.S.) & C.T. ADAMS — Medical and agricultural importance of red imported fire ant. *Florida Ent.* 66(1) : 121-126, 1983.
- ARGO (V.N.) — The Bull Horn Acacia, Mexican symbiont, offers new study area. *Nat. Hist. New York* 74(1) : 22-27, 1965.
- ASHTON (D.H.) — Seed harvesting by ants in forests of *Eucalyptus regnans* F. Müller in central Victoria. *Austr. J. Ecol.* 4 :265-277, 1979.
- ATSATT (P.R.) & D.J. O'DOWD — Plant defense guilds. *Science* 193 :24-29, 1976.
- ATSATT (P.R.P.) — Ant-dependant food plant selection by the mistletoe butterfly, *Ogyris amaryllis* (Lycaenidae). *Oecologia* 48 : 60-63, 1981.
- ATSATT (P.R.) — Lycaenid Butterflies and Ants : Selection for Enemy-Free Space. *Am. Nat.* 118(5) : 638-654, 1981.
- AUBREVILLE (A.) & F. PELLEGRIN — Rubiacées nouvelles d'Afrique Occidentale. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 83 :35-41, 1936.
- AUTUORI (M.) — Algumas observações sobre formigas cultivadoras de fungo (Hym. Form.). *Rev. Entom. Rio de Janeiro* 11 :215-226, 1940.
- AUTUORI (M.) — Ein Beitrag zur Fauna der Abraumkammern von *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Form. Hym.). *Z. Angew. Entomol.* 68 :76-78, 1971.
- BACH (C.E.) — Effect of plant diversity and time colonization on an herbivore — plant interaction. *Oecologia* 44 :319-326, 1980.
- BACKER (C.A.) & R.C. VAN DEN BRINK. — Flora of Java. *N.V.P. Noordhoff-Groningen* 1 :648 pp., 2 : 641 pp ; 3 :761 pp., 1963-65-68.
- BAILEY (I.W.) — Some relations between ants and fungi. *Ecology* 1 :174-189, 1920.
- BAILEY (I.W.) — The anatomy of certain plants from the Belgian Congo with special reference to myrmecophilism. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 45 :585-622, 1922.

- BAILEY (I.W.) — Notes on neotropical ant-plants. 1. *Cecropia angulata* Bot. Gaz. 74 :369-391, 1922.
- BAILEY (I.W.) — Notes on neotropical ant-plants. II *Tachigalia. paniculata* Aubl. Bot. Gaz. 75 :27-41, 1923.
- BAILEY (I.W.) — Notes on neotropical ant-plants. III *Cordia nodosa* Lam Bot. Gaz. 77 :39-49, 1924.
- BAKER (H.G.) & I. BAKER — Amino acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature* 241 :543-545, 1973.
- BAKER (H.G.) & I. BAKER — Some anthecological aspects of the evolution of nectar-producing flowers, particularly aminoacid production in nectar. in Heywood ed. *Taxonomy and Ecology*, Academic press London : 243-264, 1973.
- BAKER (H.G.) & I. BAKER — Studies of nectar constitution and pollinator — plant coevolution. in Gilbert & Raven, Texas Univ. Press *Coevolution* : 110-140, 1975.
- BAKER (H.G.) & I. BAKER — Ants and Flowers. *Biotropica* 10 :80, 1978.
- BAKER (H.G.) & I. BAKER — A comparison of the amino-acid complements of floral and extrafloral nectars. Bot. Gaz. 139 :322-332, 1978.
- BALICK (M.J.), D.G. FURTH & G. COOPER-DRIVER — Biochemical and evolutionary aspects of arthropod predation on ferns. *Oecologia* 35 :55-89, 1978.
- BARNWELL (F.H.) — Daily patterns in the activity of the arboreal ant, *Azteca alfari*. *Ecology* 48 :991-993, 1967.
- BARRER (P.M.) & J.M. CHERRETT — Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting in the ant *Atta cephalotes* L. (Hym. Form.) *Entomol. A.* 47(1°) :15-27, 1972.
- BARRETT (C.) — Ant-house plants and their tenants. *Victorian Natur.* 45 :133-137, 1928.
- BATRA (S.W.T.) & L.R. BATRA — The Fungus gardens of Insects. *Scientific American* 217(5) : 112-120, 1967.
- BATRA (L.R.) ed. — Insect Fungus Symbiosis. Nutrition, Mutualism & Commensalism. J. Wiley and Sons ed. 276 pp., 1979.
- BEAGLEHOLE (J.C.) — The Endeavour Journal of Joseph Banks 1768-1771 Angus & Robertson, Sydney 1 :476 pp., 40 pls. ; 2 :406 pp, 40pls, 1963.
- BEATTIE (A.J.) — Pollination mechanisms in *Viola*. *New Phytol.* 70 :343-360, 1971.
- BEATTIE (A.J.) & N. LYONS — Seed dispersal in *Viola* (Violaceae) : adaptations and strategies. *Am. J. Bot.* 62 :714-722, 1975.
- BEATTIE (A.J.), D.C. CULVER & R.J. PUDLO — Interactions between ants and the diaspores of some common spring flowering herbs in West Virginia, USA. *Castanea* 44(3) : 177-186, 1979.
- BEATTIE (A.J.) — Ants and gene dispersal in flowering plants. *Abstr. XIII Int. Bot. Congr. Sydney* : 286, 1981.
- BEATTIE (A.J.) & D.C. CULVER — The Guild of Myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia Forests. *Ecology* 62(1) : 107-115, 1981.
- BEATTIE (A.J.) & D.C. CULVER — Inhumation : How ants and other invertebrates help seeds. *Nature* 297 :627, 1982.
- BEATTIE (A.J.) — Ants and Gene dispersal in Flowering Plants. *Pollination and Evolution*, Sydney 8pp, 1982.
- BEATTIE (A.J.) — Distribution of Ant-Dispersed Plants. *Sonderb. naturwiss. Ver. Hamburg* 7 :249-270, 1983.
- BEATTIE (A.J.) & D.C. CULVER — The guild of Myrmecochores in the herbaceous Flora of West Virginia Forests. *Ecology* 71(3) : 421-426, 1984.
- BEATTIE (A.J.), C. TURNBULL, R.B. KNOX & E.G. WILLIAMS — Ant inhibition of pollen function : a possible reason why ant-pollination is rare. *Amer. J. Bot.* 71(3) : 421-426, 1984.
- BEAVER (R.A.) — Biological Studies of the Fauna of pitcher plants (Nepenthes) in West Malaysia. *Ann. Soc. Entom. Fr.* 15(1) :3-17, 1979.
- BECCARI (O.) — Pianta ospitatrici ossia piante formicarie della Malesia e delle Papuasie. *Malesia, Genova* 2 :340 pp., 65 pls. 1884.
- BECCARI (O.) — Plantes à Fourmis de l'Archipel Indo-Malais et de la Nouvelle Guinée. *Arch. Ital. Biol.* 6(3) :41 pp., 1885.
- BECCARI (O.) — Nelle Foreste di Borneo. Viaggi e ricerca di un naturalista. Firenze, Salvatore Landi 8 :661 pp., 1901.
- BECCARI (O.) — Wanderings in the Great Forests of Borneo. Travels and researches of a Naturalist in Sarawak. London, 1904.
- BECK (S.D.) & J.C. REESE — Insect-plant interactions : nutrition and metabolism. in Wallace & Mansell *Biochemical Interactions between Plants and Insects Recent. Adv. Phytochem* 10 :1-40, 1976.

- BECKMAN (R.L.) & J.M. STUCKY — Extrafloral nectaries and plant guarding in *I. pandurata* (L.). *Bioscience* 31 :50, 1981.
- BELL (W.J.) & R.T. CARDE EDS. — Chemical ecology of Insects. *Chapman & Hall eds.* London : 524 pp., 1984.
- BELT (Th.) — The Naturalist in Nicaragua. London, Bumpas : 403 pp., 1874.
- BEN-DOV (Y.) — *Andaspis formicarum* n. sp. (Hom. Diasp.) associated with a species of *Melissotarsus* in South Africa. *Ins. Soc.* 25(4) :315-321, 1978.
- BENTLEY (B.L.) — Plant bearing extrafloral nectaries and the associated ant community interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57(4) :815-829, 1976.
- BENTLEY (B.L.) — Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8 :407-427, 1977.
- BENTLEY (B.L.) — The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 65(1) :27-38, 1977.
- BENTLEY (B.) & T. ELIAS — The Biology of nectaries. *Columbia Univ. Press* : 336 pp., 1982.
- BENZING (D.H.) — An investigation of two bromeliad myrmecophytes *Rillandsia butzii* Mez., *T. caput-medusae* S. Morren, and their ants. *Bull. Torrey Botan. Club* 97(2) : 109-115, 1970.
- BENZING (D.H.), K. HENDERSON, B. KESSEL & J. SULAK — The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American, J. Botany* 65 :359-365, 1978.
- BENZING (D.H.) — The Biology of Bromeliads. *Mad River Press, Eureka* 305 pp., 1980.
- BEQUAERT (J.) — The predacious enemies of Ants. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 45 :271-331, 2 pls., 1922.
- BEQUAERT (J.) — Ants in their diverse relations to the plant world. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 45 :333-583, 1922.
- BEQUAERT (J.) — Galls that secrete honeydew. A contribution to the problem as to whether galls are altruistic adaptations. *Bull. Brooklyn Entom. Soc.* 19 :101-124, 1924.
- BERG (C.C.) & G.P. DEWOLF — Flora of Suriname. 5(1) : Moraceae 175-299, 1975.
- BERG (C.C.) — Espécies de *Cecropia* da Amazonia Brasileira. *Acta Amazonica* 8(2) : 149-182, 1978.
- BERG (C.C.) — An exceptional new species of *Cecropia* (Moraceae) from Ecuador. *Nord. J. Bot.* 1(4) :485-487, 1981.
- BERG (R.J.) — Seed dispersal of *Dendromecon* : Its ecologic evolutionary and taxonomic significance. *Am. J. Bot.* 53(1) :61-73, 1966.
- BERG (R.J.) — Adaptation and Evolution in *Dicentra* (Fumariaceae) with special reference to seed, fruit and dispersal mechanism. *Norw. J. Bot.* 16(1) :49-75, 1969.
- BERG (R.Y.) — Dispersal ecology of *Vancouveria* (Berberidaceae). *Am. J. Bot.* 59(2) :109-122, 1972.
- BERG (R.Y.) — Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by Ants. *Austr. J. Bot.* 23 :475-508, 1975.
- BERG (R.Y.) — Fruit, seed and myrmecochorous dispersal in *Micranthemum* (Euphorbiaceae). *Norw. J. Bot.* 22 :173-194, 1975.
- BERG (R.Y.) — Legume, seed and myrmecochorous dispersal in *Kennedia* and *Hardenbergia* (Fabaceae), with remark on the Durian theory. *Norw. J. Bot.* 26 :229-254, 1979.
- BERG (R.Y.) — The role of ants in seed dispersal in Australian lowland heathland. in *Specht Heathlands and Related Scrublands : Analytical Studies*, Elsevier ed. Amsterdam : 51-59, 1981.
- BERG (R.Y.) — Plant distribution as seen from Plant dispersion : General Principles and Basic Modes of Dispersal. *Sonderb. naturwiss. Ver. Hamburg* 7 :13-36, 1983.
- BERHAUT (J.) — Flore du Sénégal. *Dakar* 2ème ed. 485 pp., 1967.
- BERHAUT (J.) — Flore illustrée du Sénégal. *Dakar* 4 :625 pp., 1975.
- BERNARD (F.) — Formicoidea. in *P.P. Grassé Traité de Zoologie* 10(2) :997-1119, 1951.
- BERNARD (F.) — Les fourmis (Hym. Form.) d'Europe Occidentale et Septentrionale. in *Faune Europe Bass. Med.*, Masson ed. Paris :416 pp., 1968.
- BERNARD (F.) — Biologie et Comportement Social des Fourmis. *Centre Cult., Fr., Alger* 14 pp., 1971.
- BESUCHET (Cl.) — Les Atta, fourmis champignonnistes. *Musée de Genève* 172 :2-11, 1977.
- BEULIG (M.L.) & D.H. JANZEN — Variation in behavior among obligate acacia-ants from the same colony (*Pseudomyrmex nigrocincta*). *J. Kansas Ent. Soc.* 42 :58-671, 1969.
- BHATKAR (A.P.) — Orientation and Defense of Ladybeetles (Col. Cocc.) following ant trail in search of Aphids. *Folia Ent. Mexico* 53 :75-85, 1982.
- BILLINGS (W.D.) & P.J. GODFREY — Photosynthetic utilization of internal carbon dioxide by hollow stemmed plants. *Science, N.Y.* 158 :121-123, 1967.
- BITAILLON (C.) — Aspects morphologiques et biologiques de deux espèces de Melastomaceae

- myrmécophiles guyano-amazoniennes : *Maieta guianensis* Aubl. et *Tococa guianensis* Aubl. *Thèse Paris* 120 pp., pls., 1982.
- BLATTER (E.) — Myrmecosymbiosis in the Indo-Malayan Flora. *J. Indian Bot. Soc.* 7 :176-185, 1928.
- BLOM (P.E.) & W.H. CLARK — Observations of ants (Hym. Form.) visiting extrafloral nectaries of the barrel cactus *Ferocactus gracilis* (Cactaceae) in Baja California, Mexico. *Southwest. Nat.* 25 :181-196, 1980.
- BOND (W.) & P. SLINGSBY — Collapse of an Ant-Plant mutualism : the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology* 65(4) : 1031-1037, 1984.
- BONNIER (G.) — Les Nectaires ; Etude critique, anatomique et physiologique. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 8 :5-212, 1879.
- BOUCHER (D.H.), S. JAMES & K.H. KEELER — The ecology of Mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13 :315-347, 1982.
- BOWER (F.O.) — On *Humboldtia laurifolia* as a myrmecophilous plant. *Nature* 34(883) :538, 1886.
- BOWER (F.O.) — On *Humboldtia laurifolia* as a myrmecophilous plant. *Proc. Philos. Soc. Glasgow* 18 :320-326, 1887.
- BOYD (N.D.) & M.M. MARTIN — Faecal proteinases of the fungus growing ant, *Atta texana* : their fungal origin and ecological significance. *J. Insect Physiol.* 21(11) :1815-1820, 1975.
- BRAHMACHARY (R.L.) — The inter-relationship between Acacia thorns and insects in East Africa. *Arid Environ.* 5(4) : 319-322, 1982.
- BRANTJES (N.B.M.) — Ant, bee and Fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Acta Bot. Neerl.* 30(1-2) :59-68, 1981.
- BREEDLOVE (D.E.) & P.R. EHRLICH — Plant-herbivore coevolution : lupines and lycaenids. *Science* 162 : 671-672, 1968.
- BRESINSKY (A.) — Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe des Elaiosomen. Studien zur myrmekokhoren Verbreitung von Samen und Früchten. *Biblioteca Bot. Stuttgart* 126 :1-54, 1963.
- BRIAN (M.V.) — Social Insect Populations. *Academic Press London* 1965.
- BRIAN (M.V.) — Ants. *Collins, London* : 223 pp., 1977.
- BRIAN (M.V.) — Social Insects. Ecology and Behavioural Biology. *Chapman & Hall, London* : 377 pp., 1983.
- BRISTOW (C.M.) — Treehoppers transfer parental care to ants : A new benefit of mutualism. *Science (Wash.)*. 220(4596) :532-533, 1983.
- BRITTON (E.B.) & al. — Insects of Australia. *CSIRO, Canberra* : 1029 pp., 1970.
- BROWN (W.L.) — Ants, Acacias and browsing Mammals. *Ecology* 41(3) :587-592, 1960.
- BROWN (W.L.) & R.W. TAYLOR — Hymenoptera superfamily Formicoidea in *CSIRO The Insects of Australia* : 951-959, 1970.
- BRUES (C.T.) — The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. *Am. Nat.* 58 :127-144, 1924.
- BRUES (C.T.) — Insects, food and ecology. *Dover Publ. Inc. New York* 466 pp., 1972.
- BRUN (R.) — Zur Biologie von *Formica rufa* und *Camponotus herculeanus* *Zeitschr. Viss. Insektenbiol* 9 :15-19, 1913.
- BRYK (F.) — Symbiose der Flötenakazie mit Ameisen. *Arch. Natur.* 82a :104-111, 1916.
- BUCKLEY (R.C.) — Ant-Plant interactions in Australia. *Junk ed., The Hague* 162 pp., 1982.
- BUCKLEY (R.) — Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* 58(1) :132-136, 1983.
- BURCK (W.) — Contributions to the fern Flora of Borneo. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 4 :88-100, 1884.
- BURCK (W.) — Sur l'organisation florale de quelques Rubiacées. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 4 :12-87, 1884.
- BURCK (W.) — Ueber Kliestogamie in weiteren Sinne und das Knight Darwin'she Gesetz. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 8 :122-145, 1890.
- BURCK (W.) — Beiträge zur Kenntnis der myrmecophilen Pflanzen und Bedeutung der extranuptialen Nektarien. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* : 10 :75-144, 1891.
- BUREN (W.F.), G.E. ALLEN, W.H. WHITCOMB, F.E. LENNARTZ & R.N. WILLIAMS — Zoogeography of the imported fire ants (Hym. Form.). *J.N.Y. Entomol. Soc.* 82(2) :113-124, 1974.
- BUREN (W.F.) — Artificial faunal replacement for imported fire ant control. *Florida Entom.* 66(1) :93-100, 1982.
- BURGENSTEIN (A.) — Der anatonische Bau der Blätter von *Hydnophytum formicarum* Becc., *H. tortuosum* Becc., und *H. guppyanum* Becc. in Reching. *.K. Denkschr. N.Ak. Wiss. Wien.* 89 :622-624, 1913.

- BURGER (W.C.) — Evolutionary trends in the Central American species of *Piper* (Piperaceae). *Brittonia* 24 :356-362, 1972.
- BURGESS (D.M.) & R.G. YOUNG — Lipid storage by Honey Ant repletes. *Ann. Ent. Soc. America* 67(5) :743-744, 1975.
- BURNS (A.N.) — Habits and life histories of some Victorian lycaenid butterflies. *Victorian Nat.* 48 :129-136, 1931.
- BURNS (D.P.) — The foraging and tending behaviour of *Dolichoderus taschenbergi* (Hym. Form.) *Can. Ent.* 105 :97-104, 1973.
- BUSCALONI (L.) & J. HUBER — Eine neue Theorie des Ameisenpflanzen. *Beih. Bot. Centralbl.* 9(2) :85-88, 1900.
- CAMPBELL (M.H.) — Theft by harvesting ants of pasture seed broadcast on unploughed land. *Austr. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 6 :334-338, 1966.
- CAMPBELL (T.E.) — Pine direct seeding not imperiled by Florida harvester ants. *US For. Serv. Res. Note* 108 :1-3 ; 1970.
- Campbell (M.H.) & F.G. SWAIN — Factors causing losses during the establishment of surface sown pastures. *J. Range Manage.* 26 :355, 1973.
- CAMPBELL (M.W.) & A.R. GILMOUR — Reducing losses of surface-sown seed due to harvesting ants. *Austr. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 19 :706-711, 1979.
- CAMPBELL (M.H.) — Restricting losses of aerially-sown seed due to seed harvesting ants. in *Buckley Ant Plant interactions in Australia Junk ed.* : 25-30, 1982.
- CARNE (W.M.) — The secretion of nectar by extrafloral glands in the genus *Acacia* (wattles). *Austr. Nat.* 2 :198-199, 1913.
- CARROLL (C.R.) & D.H. JANZEN — Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4 :231-257, 1973.
- CARROLL (C.R.) — A comparative study of two ant faunas : the stem-nesting ant communities of Liberia, West Africa and Costa Rica, Central America. *Am. Nat.* 113 :551-562, 1979.
- CARROLL (J.F.), J.W. KIMBROUGH & W.H. WHITCOMB — Mycophagy by *Aphaenogaster* spp. (Hym. Form.) *Proc. Entom. Soc. Wash.* 83(2) :326-331, 1981.
- CARROLL (C.R.) & S.J. RISCH — The Dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant, *Solenopsis geminata*. *Oecologia* 61(3) : 388-392, 1984.
- CARUEL (T.) — Illustrazione di una Rubiaceae del genere *Myrmecodia*. *Nuovo G. Bot. ital.* 4 :170-176, 1872.
- CHAVAN (A.R.) & Y.S. DESHMUKH — Studies in Organogeny and Ontogeny IV ; A study of the floral organogeny and ontogeny of extrafloral nectaries in the genus *Clerodendrum*. *J. Malwra Sayagirae Univ.* 13(3) :27-29, 1964.
- CHEN (S.H.) — The earliest biological control method in the world The liberation and breeding of the yellow citrus ant *Oecophylla smaragdina* Fabr in Citrus orchards and its signification in practice. *Acta ent. Sin.* 11(4) :401-408, 1962.
- CHEN (T.K.) D.F. WIEMER & J.J. HOWARD — A volatile leafcutter ant repellent from *Astronium graveolens*. *Naturwissenschaften* 71(2) :97-98, 1984.
- CHERRETT (J.M.) — A flight record for Queens of *Atta cephalotes* L./*Ent. Month. Mag.* 104 :255, 1968.
- CHERRETT (J.M.) — The Foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hym. Form.) I. Foraging pattern and Plant species attacked in tropical rain Forest. *J. Anim. Ecol.* 37 :387-403, 1968.
- CHERRETT (J.M.) & C.E. SEAFORTH — Phytochemical arrestants for the leaf-cutting ants, *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich), with some notes on the ants' response. *Bull. Entomol. Res.* 59 :615-625, 1968.
- CHERRETT (J.M.) — Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hym. Form.) in Tropical Rain forest. *J. Anim. Ecol.* 41(3) :647-660, 1972.
- CHERRETT (J.M.) & D.J. PEREGRINE — Some aspects of the Developement of toxic baits for the control of leaf cutting ants. *Proc. VII Congr. IUSSI, London* :69-75, 1973.
- CHERRETT (J.M.) & D.J. PEREGRINE — A review of the status of leaf cutting ants and their control. *Ann. Applied Biol.* 84(1) :124-128, 1976.
- CHERRETT (J.M.) — The economic importance of leaf-cutting ants. in *Proc. 9th Congress Int. Union Study Social Ins. Boulder, Col.* 114-118, 1982.
- CHERRETT (J.M.) — Resource conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. in *Suttin (S.L.) et al. Tropical Rain Forest Blackwell ed.* : 253-263, 1983.
- CHERRETT (J.M.), & A.R. JUTSUM — The effects of some ant species, especially *Atta cephalotes* (L.) ; *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and *Azteca* sp. (Hym. Form.) on citrus growing in Trinidad. in *Social Insects in the Tropics, Paris*, 2 :155-163, 1982.
- CHODAT (R.) — *Principe de Botanique*. Genève : 744 pp., 1907.
- CHODAT (R.) — *La Biologie des Plantes. Les Plantes aquatiques*. Genève et Paris : 193-205, 1917.

- CHODAT (R.) & L. CARISSO — Une nouvelle théorie de la myrmécophilie. *C.R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève* 37 :9-12, 1920.
- CHODAT (R.) & L. CARISSO — La myrmécophilie des *Cordia* de la Section *Gerascanthus*. *Bull. Soc. Bot. Genève* 2ième sér. 12 :172-200, 1920.
- CLAASSENS (A.J.M.) — Observations on the myrmecophilous relationships and the parasites of *Lepidochrysops methymna methymna* (Trimen) and *L. trimeni* (Bethune-Bikser) (Lep. Lyc.) *J. Ent. Soc. South Afri.* 39 :279-289, 1976.
- CLAY (K.) — Myrmecochory in the trailing arbutus (*Epigaea repens* L.) *Bull. Torrey Bot. Club* 110(2) :166-169, 1983.
- COHIC (F.) — Observations morphologiques et écologiques sur *Dorylus* (*Anomma*) *nigricans* Illiger. *Rev. Fr. Ent.* 14(3) :229-276, 1948.
- COLE (A.C.) — The relation of the ant, *Pogonomyrmex occidentalis* Cr. to its habitat. *Ohio J. Sci.* 32 :133-146, 1932.
- COMMON (F.I.B.) & D.F. WATERHOUSE — Butterflies of Australia. *Angus & Robertson, Sydney* 682 pp., 1972.
- COOPER-DRIVER (G.) — Insect-Fern Associations. *Ent. exp. & Appl.* 24 :110-116, 1978.
- COPELAND (E.B.) — A new genus of Ferns. *Am. Fern. J.* 41 :75-76, 1951.
- CORNER (E.J.H.) — Wayside Trees of Malaya. *Singapore, Gov. Print. Press* : 772 pp., 1952.
- CORNER (E.J.H.) — The Natural History of Palms. *Weidenfeld and Nicolson, London* : 393 pp., 1966.
- COUPIN (H.) — Les Plantes Myrmécophiles. *La Nature, Paris* 27(1) :70-74, 1899.
- COUPIN (H.) — Les Plantes Myrmécophiles. *Rev. Hist. Nat.* 23 :353-355, 1900.
- COUPIN (H.) — Les Amies des Fourmis. in *Les Plantes Originales, Paris* :323 pp., 1905.
- COURET (P.) — Observaciones sobre las mirmecofitas venezolanas. 1. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 26(73) :5-40, 1966.
- COURET (P.) — Ibid. II. Estudio morfologico de algunas especies venezolanas. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 26(74) :144-187, 1966.
- CRAVEN (E.), M.W. DIX & G.E. MICHAELS — Attine fungus gardens contain yeasts. *Science* 169 :184-186, 1970.
- CRONQUIST (A.) — An integrated System of Classification of Flowering Plants. *Columbia Univ. Press, N.Y.* : 1262 pp., 1909.
- CSIRO — The Insects of Australia. *Melbourne Univ. Press* : 1029 pp., 1970. + Supplément : 146 pp., 1974.
- CULVER (D.C.) & A.J. BEATTIE — Myrmecochory in *Viola* : dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia species. *J. Ecol.* 66 :53-72, 1978.
- CULVER (D.C.) & A.J. BEATTIE — The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. *Am. J. Bot.* 67 :710-714, 1980.
- CURTIS (J.D.) & N.R. LERSTEN — Heterophylly in *Populus grandidentata* (Salicaceae) with emphasis on resin glands and extrafloral nectaries. *Am. J. Bot.* 65 :1003-1010, 1978.
- CUSSET (G.) — Les nectaires extra-floraux et la valeur de la feuille des Passifloracées. *Rev. Gen. Bot.* 72 :145-216, 1965.
- DAHL (F.) — Das Leben der Ameisen im Bismarck-Archipel. *Mitt. Zool. Mus. Berl.* 2 :1-69, 1901.
- DANIELS (G.) — The life-history of *Hypochrysops theon medocus* (Fruhstorfer) Lep. Lyc. *J. Austr. Entom. Soc.* 15 :197-199, 1976.
- DARWIN (F.) — On the glandular bodies of *Acacia sphaerocephala* and *Cecropia peltata*, serving as food bodies. *Journ. Linn. Soc. Bot.* 15 :398-409, 1877.
- DAVIDSON (D.W.) & S.R. MORTON — Myrmecochory in some plants (Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia* 50 :357-366, 1981.
- DAVIDSON (D.W.) & S.R. MORTON — Dispersal adaptations of some *Acacia* species in the Australian arid zone. *Ecology* 65(4) :1038-1051, 1984.
- DAVIDSON (D.W.) & S.R. MORTON — Competition for dispersal of ant-dispersed plants. *Science* 213 :1259-261, 1981.
- DE BAAR (M.) — The Ant, The Butterfly and the Mistletoe. *J. Austr. Geograph. Mag.* :84-103, 1985.
- DECHARME (H.) & M. ISSALY — Contribution à l'étude du champignon symbiote de quelques fourmis de la tribu des Attini. *Crypt. Mycol.* 1(1) :1-18, 1980.
- DELAGE-DARCHEN (B.), D. MITTLE-FERRERO & A.S. BALACHOWSKY — Sur un cas aberrant de symbiose Cochenilles/Fourmis *C.R. Ac. Sc. Paris* 275 D :2359-2361, 1972.
- DELAGE-DARCHEN (B.) — Une fourmi de Côte d'Ivoire *Melissotarsus titubans* Del., n. sp. *Ins. Sociaux* 19(3) :213-226, 1972.
- DELAGE-DARCHEN (B.) — Ecologie et Biologie de *Crematogaster impressa* Emery, fourmi savanicole d'Afrique. *Ins. Sociaux* 21(1) :13-34, 1974.

- DELAGE-DARCHEN (B.) — Disparition d'un biotope à Messor capitatus Latr. consécutive à l'évolution naturelle d'une cause en Périgord noir. *Bull. Ecol.* 7(2) :215-220, 1976.
- DELPINO (F.) — Funzione mirmecofila del regno vegetale. Prodrroma d'una monografia delle piante formicarie. *Mem. R. Acc. Scienze Ist. Bologna* 7 :215-323, 1886 ; 8 :601-650, 1887 ; 10 :115-147, 1889.
- DELPINO (F.) — Osservazioni e note botaniche. Acacia africane et spine mirmecodiate. *Malpighia* 3 :352-353, 1889.
- DENEUBOURG (J.L.) — Probabilistic behavior in ants : A strategy of errors ? *J. Theor. Biol.* 105(2) :259-272, 1983.
- DETHIER (V.G.) — Chemical insect attractants and repellents. *Philadelphia* :289 pp., 1947.
- DETHIER (D.G.) — Chemical interactions between plants and insects in *Sondheimer and Simeone Chemical Ecology* 5 :83-102, 1970.
- DEUTH (D.) — The function of extrafloral nectaries in *Aphelandra deppeana* Schl. & Cham. (Acanthaceae). *Brenesia* 10 :135-145, 1977.
- DLUSSKII (G.M.) — Ants. Harm or good. *Zashchita Rastenii* 6 :59-60, 1976.
- DOLFEN (F.) — Beobachtungen an den Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*). *Biol. Centralb.* 25 :497-507, 1906.
- DOKTERS VAN LEEUWEN (W.) & J. REIJNVAAN — Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger *Dischidia*-arten. *Ann. Jard. Bot. Buitenz.* 27 :65-90, 1913.
- DOKTERS VAN LEEUWEN (W.) — Over de verspreiding der zaden van enkels *Dischidia*-soorten door middel van een miersoort *Iridomyrmex myrmecodiae* Emery. *Vers. Vergad. Wis. Natuurk. Afd. Kon. Akad. V. Wetensch* 131, 1913.
- DOKTERS VAN LEEUWEN (W.) — Mierenplanten in Mierentuinen. *Ned. Indisch Natuurwetensch. Congress* : 378-384, 1928.
- DOKTERS VAN LEEUWEN (W.) — Einige Beobachtungen über das Zusammenleben von *Camponotus quadricipes* F. Smith mit dem Ameisenbaum *Endospermum formicarum* Becc. aus Neu-Guinea. *Treubia* 10(4) :431-437, 1929.
- DOKTERS VAN LEEUWEN (W.) — Kurze Mitteilung über Ameisen Epiphyten aus Java. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 47 :90-99, 1929.
- DOKTERS VAN LEEUWEN (W.) — Mierenepiphyten. *Tropische Natuur.* 18 :57-131, 1929.
- DOKTERS VAN LEEUWEN (W.) — Zooecidia in Verdoorn (Fr.) *Manuel of Pteridology. Martinus Nijhoff, The Hague* : 192-195, 1938.
- DOKU (E.V.) — The role of Ants (Hym. Form.) in pollination and pod production of bambarra groundnut (*Voandzeia subterranea* : Leguminosae). *Econ. Bot.* 25 :357-362, 1971.
- DONCASTER (C.P.) — The spatial distribution of ants' nests on Ramsey Island, South Wales. *J. Anim. Ecol.* 50 :195-218, 1981.
- DONISTHORPE (H.) — British Ants, their life-history and classification. *Plymouth* : 379 pp., 18 pls., 1915.
- DONISTHORPE (H.) — The Guests of British ants. : Their habits and Life Histories, *Georges Routledge & Sons Ltd., London*, 244 p., 1927.
- DOUGLAS (M.M.) — Defense of bracken fern by Arthropods attracted to axillary nectaries. *Psyche* 90(3) :313-320, 1983.
- DOWNHOVER (J.F.) — The Distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica* 7(1) :59-62, 1975.
- DUMPERT (K.) — The Social Biology of Ants. *Pitman, London* : 298 pp., 1978.
- DUVIARD (D.) & P. SEGEREN — La colonisation d'un myrmécophyte, le parasolier (*Musanga cecropioides*) par *Crematogaster* spp. (Myrmicinae) en Côte d'Ivoire. *Ins. Sociaux* 21(2) :191-212, 1974.
- EDMONDS (G.F.) & D.N. ALSTAD — Coevolution in insect herbivores and conifers. *Science* 199 :941-945, 1978.
- EDWARDS (P.J.) & S.D. WRATTEN — Ecology of Insect-Plant Interactions. *Arnold, London* : 60 pp., 1980.
- EHRlich (P.R.) & P.H. RAVEN — Butterflies and Plants : A study in coevolution. *Evolution* 18 :586-608, 1964.
- EIDMAN N (H.) — Zur Kenntnis der Ökologie von *Azteca muelleri* Em. (Hym. Form.) ein Beitrag um Problem der Myrmecophyten *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere* 77 :1-48, 1944.
- ELIAS (T.S.) — Morphology and anatomy of foliar nectaries of *Pithecellobium macradenium* (Leguminosae). *Bot. Gaz.* 133(1) :38-42, 1972.
- ELIAS (T.S.) & H. GELBAND — Nectar : its production and functions in trumpet creeper. *Science* 189 :289-291, 1975.
- ELIAS (T.S.), W.R. ROZICH & L. NEWCOMBE — The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia*. *Am. J. Bot.* 62(6) :570-576, 1975.

- ELIAS (T.S.) & H. GELBAND — Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). *Am. J. Bot.* 63(10) :1349-1353, 1976.
- ELIAS (T.S.) & G.T. PRANCE — Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae. *Brittonia* 30(2) :175-181, 1978.
- ELIAS (T.S.) — Extrafloral nectaries and distribution. in *Elias & Bentley, The Biology of nectaries. Columbia Univ. Press* :259 pp., 1983.
- ELIAS (T.S.) — Foliar nectaries of usual structure in *Leonardoxa africana* (Leguminosae) an African obligate myrmecophyte. *Am. J. Bot.* 67(3) :423-425, 1980.
- ELMER (A.D.E.) — New and noteworthy Rubiaceae. *Leaflets of Philip. Botany, Manila* 3 :971-1046, 1911.
- EMERY (C.) — Zur Biologie der Ameisen. *Biol. Zbl.* 11 :165-180, 1891.
- EMERY (C.) — Alteres über Ameisen in Dornen afrikanischer Akazien. *Zool. Anz.* 15(394) :237, 1892.
- EMERY (C.) — Studi sulle formiche della fauna neotropica. *Bull. Soc. Ent. Ital.* 22 :38-80, 1890.
- EMERY (C.) — Viaggio di Lamberto Loria nella Papusia orientale. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Giacomo Doria* 38 :546-605, 1897.
- EMERY (C.) — Sur le genre *Tranopelta* et sur le type du genre *Crematogaster* (Hym. Form.) *Bull. Soc. ent. Fr.* : 60-62, 1919.
- ESCHERICH (K.) — Über Ameisen und Ameisengäste. *Z. wiss. Insektbiol.* 1 :33-48, 1905.
- ESCHERICH (K.) — Zwei Beiträge zum Kapitel : Ameisen und Pflanzen. *Biol. Centralblätt.* 31 :44-51, 1911.
- ETHERIDGE (P.) F.T. PHILIPS & T. LEWIS — The improvement of baits for leaf-cutting ants. *Ann. Appl. Biol.* 84(1) :134-135, 1976.
- ETHERIDGE (P.) & F.T. PHILIPS — Laboratory evaluation of new insecticides and bait matrices for the control of leaf-cutting ants (Hym. Form.). *Bull. ent. Res.* 66 :569-578, 1976.
- FAEGRI (K.) & L. VAN DER PUUL — The Principles of Pollination Ecology *Pergamon, Oxford*, 3 ed., 291 pp., 1979.
- FAO — Proceedings of the FaO Symposium of Integrated Pest Control. *Rome* 1 :91 pp., 1966.
- FAHN (A.) — Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *Am. J. Bot.* 66 : 977-985, 1979.
- FEENY (P.) — Biochemical evolution between plants and their insect herbivores. in *Gilbert & Raven Coevolution of Animal and Plants* : 3-19, 1975.
- FEENY (P.) — Plant apparency and chemical defense. in *Wallace & Mansell Biochemical Interaction between Plants and Insects* 10 :1-40, 1976.
- FEISINGER (P.) & L.A. SWARM — How common are ant repellent nectars ? *Biotropica* 10 :238-239, 1978.
- FIEBRIG (K.) — *Cecropia peltata* und ihr verhältnis zu *Azteca alfari*, zu *Atta sexdens* und anderen insekten. *Biol. Centralbl.* 29(1) :1-16, 1909 ; 29(2) :33-35, 1909 ; 29(3) :56-77, 1909.
- FORBES (H.O.) — Notes from Java. *Nature* 22 :148, 1880.
- FORBES (H.O.) — A naturalist's wanderings in the Eastern Archipelago. *Sampson, Low, Marsten, Searle & Rivington, London* 531 pp., 1885.
- FOREL (A.) — Les Fourmis de la Suisse. *Nouv. Mem. Soc. Helv. Sci. Nat. Zurich* 25 :447 pp, 2 pls., 1874.
- FOREL (A.) — Die Akazien-Crematogaster von Prof. C. Keller aus dem Somaliland. *Zool. Anz.* 15(388) :137-143, 1892.
- FOREL (A.) — La Parabiose chez les Fourmis. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 34 :380-384, 1898.
- FOREL (A.) — In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonas-Gebiet und aus Peru gesammelt von Herrn E. Ule. *Zool. Jahrb. Syst.* 20(6) :677-707, 1904.
- FOREL (A.) — Le monde Social des Fourmis du Globe. *Genève* 1 : 192 pp., 1921 ; 2 :184 pp., 1921 ; 3 :227 pp., 1922 ; 4 :172 pp., 1923 ; 5 :174 pp., 1923.
- FOWLER (H.G.) & W.G. WHITFORD — Floral visitation by Chihuahuan Desert ants. *J. Nat. Hist.* 16(6) :879-881, 1982.
- FOWLER (H.G.) Individual specializations on nectaries of *Euphorbia esula* by *Formica pallidefulva* workers. *Sociobiology* 8(2) :99-103, 1983.
- FOWLER (H.B.) — Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Form. Attini). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 18(3) :121-138, 1983.
- FOWLER (H.G.) — Alloethism in a Leaf-Cutting Ant : Laboratory studies on *Atta texana* (Hym. Form. Attini). *Zool. Jb. Physiol.* 87 :529-538, 1983.
- FRANK (J.H.) — Bromeliad Phytotelmata and their Biota, especially Mosquitoes. *Phytotelmata* :101-128, 1983.
- FRANK (J.H.) — The bromeliad *Catopsis berteroniana* traps terrestrial arthropods but harbors *Wyeomyia* larvae (Dipt. Cul.). *Florida Entomol.* 67(3) :418-424, 1984.

- FREELAND (W.J.) & D.H. JANZEN — Strategies of herbivory by mammals : the role of plant secondary compounds. *Amer. Nat.* 108(761) :269-289, 1974.
- FRESE (C.H.) — Predation on swollen-thorn acacia ants by white-faced monkeys. *Cebus capucinus. Biotropica* 8 :278-281, 1976.
- FRIEND (D.) — Observations on *Pantothyes biplagiatus* (Chevr.) a stemborer of cacao in the British Salomon Islands protectorate. *Dept. Agric. Solomon Isl* : 1980.
- FRITZ (R.S.) — An ant-treehopper mutualism : effects of *Formica subsericea* on the survival of *Vanduzeeia arquata*. *Ecol. Entom.* 7(3) :267-276, 1982.
- FRITZ (R.S.) — Ant protection of a host plant's defoliator : Consequence of an ant-membracid mutualism. *Ecology* 64(4) :789-797, 1983.
- FROGGART (W.W.) — Insects on the wattle trees. *Agric. Gaz. New South Wales* 13 :701-720, 1902.
- GADECEAU (E.) — Les Plantes myrmécophiles. *La Nature* 35(1793) :295-298, 1907.
- GALLEN (C.) — The effects of nectar thieving ants on seedset in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*. *Oikos* 41(2) :245-249, 1983.
- GARCIA PEREZ (J.A.) P. JAISON & P. VERMET — Etude expérimentale du déterminisme des relations plantes-fourmis. *Assembl. Gén. UIEIS, Toulouse* :61-66, 1981.
- GARLING (L.) — Origin of ant-fungus mutualism : a new hypothesis. *Biotropica* 11(4) :284-291, 1979.
- GAUDICHAUD (C.) — Voyage autour du monde édité par L. de Freycinet. *Piflet aîné, Paris*, 1826.
- GERSON (U.) — The Associations between Pteridophytes and Arthropods. *Fern. Gaz.* 12(1) : 29-45, 1979.
- GERSTAEKER (A.) — Beitrag zur Insektenfauna von Zanzibar. *Arch. f. Naturg.* 37(1) :349-357, 1871.
- GILBERT (L.E.) — Ecological consequences of a coevolved mutualism between Butterflies and Plants. in *Gilbert & Raven Coevolution of Animals and Plants Austin, Texas* :210-240, 1975.
- GILBERT (L.E.) & P.H. RAVEN — Coevolution in Animals and Plants. *Univ. Texas. Austin* : 263 pp., 1975.
- GILBERT (L.E.) & J.T. SMILEY — Determinants of local diversity in phytophagous insects : specialists in tropical environments. *Symp. R. Entom. Soc. London* 9 :89-104, 1978.
- GILBERT (L.E.) — Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. in *Horn Analysis of Ecological Systems, Ohio State Un* : 117-154, 1979.
- GOEBEL (K.) — Ueber epiphytische Farne und Muscineen. *Ann. Jardin. Bot. Buitenzorg* 7 :1-73, pls., 1888.
- GOEBEL (K.) — Organographie der Pflanzen. *Gustav Fischer, Iena* 2(1) :904-1208, 1918.
- GOMEZ (L.) — Biology of the potato fern *Solanopteris brunei*. *Brenesia* 4 :37-61, 1974.
- GOMEZ (L.) — The Azteca ants of *Solanopteris brunei*. *American Fern. J.* 67 :31, 1977.
- GOSSWALD (K.) — Unsere Ameisen *Stuttgart, Cosmos*, 1954.
- GOTWALD (W.H.) — *Oecophylla longinoda*, an ant predator of *Anomma* driver ants (Hym. Form.). *Psyche* 70(4) :348-356, 1972.
- GRASSE (P.P.) — Traité de Zoologie. Sous-Ordre des Symphytes par Lucien Berland. *Masson ed. Paris* 10(1) :861-975, 1951.
- GRASSE (P.P.) — Traité de Zoologie : Insectes Supérieurs et Hémiptéroïdes. *Masson ed. Paris* 10(2) :975-1276, 1951.
- GREENSLADE (P.J.M.) — Phenology of three ant species in the Solomon Islands. *J. Austr. Entomol. Soc.* 10 :241-252, 1971.
- GREENSLADE (P.J.M.) — Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations. *J. Appl. Ecol.* 8 :323-352, 1971.
- GREENSLADE (P.J.M.) — Comparative ecology of four tropical ant species *Insectes Sociaux* 19(3) :195-212, 1972.
- GRIFFITH (W.) — On the structure of the ascidia and stomata of *Dischidia rafflesiana* Wall. *Trans. Linn. Soc. London* 20 :387-390, pls., 1846.
- GRIFFITH (W.) — On the impregnation of *Dischidia*. *Trans. Linn. Soc. London* 20(2) :391-395, 1846.
- GROOM (P.) — On *Dischidia rafflesiana* (Wall.) *Ann. Bot.* 7 :223-242, 1893.
- GUERRANT (E.O.) & P.L. FIEDLER — Flower defences against nectar pilferage by ants. *Biotropica Suppl. Reproductive Botany* 13(2) :25-33, 1981.
- GUILLAUMIN (A.) — Les Rubiacées myrmécophiles d'Indochine. *La Terre et la Vie* 102(1) :1-3, 1955.
- GUTTENBERG (H.) — Studien an Pflanzen der Sunda-Inseln. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 44 :54-57, 1934.

- HABER (W.A.), G.W. FRANKIE, H.G. BAKER, I. BAKER & S. KOPTUR — Ants like flowers. *Biotropica* 13(3) :211-214, 1981.
- HAGEMANN (W.) — Zur Morphologie der Knolle von *Polypodium bifrons* Hook und *P. brunei* Werkle. *Mem. Soc. Bot. Fr.* : 17-27, 1969.
- HAINES (B.L.) — Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in Panama. *Biotropica* 10 :270-277, 1978.
- HAINES (I.H.) & J.B. HAINES — Colony structure, seasonality and food requirements of the crazy ant *Anoplolepis longipes* in the Seychelles. *Ecol. Entomol.* 3 :109-118, 1978.
- HAINES (I.H.) & J.B. HAINES — Pest status of the crazy ant *Anoplolepis longipes* (Hym. Form.) in the Seychelles. *Bull. Entomol. Res.* 68 :627-638, 1978.
- HALLE (N.) — Sur les *Cuviera* (Rubiaceae) d'Afrique intertropicale et description pour ce genre de deux espèces et de deux variétés nouvelles. *Bull. Soc. Bot. France* 106(7-8) :342-348, 1959.
- HALLE (N.) — Espèces africaines nouvelles de *Bertiera* (Rubiaceae). *Adansonia* 3(2) : 294-306, 1963.
- HANDEL (S.N.) — Dipsersal ecology of *Carex pedunculata* (Cyperaceae) a new North American myrmecochore. *Am. J. Bot.* 63 :1971-1979, 1976.
- HANNA (A.D.), E. JUDENKO & W. HEATHERINGTON — The control of *Crematogaster* ants as a mean of controlling the mealybugs transmitting the swollen shoot virus diseases of cacao in the Gold Coast. *Bull. ent. Res.* 47 :219-226, 1957.
- HARDER (R.) & I. ZEMLIN — Blütenbildung von *Pinguicula lusitanica* in vitro durch Fütterung mit Pollen. *Planta* 78 :72-78, 1968.
- HARKNESS (M.L.R.) & R.D. HARKNESS — Functional differences between individual ants *Cataglyphis bicolor*. *J. Physiol.* 25 :124-125, 1976.
- HARMS (H.) — Einige neue Akazien und eine neue *Piptadenia* aus Ostafrika. *Engler's Bot. Jahrb.* 51 :301-368, 1914.
- HARTZELL (Z.) — Miscellaneous Insect Symbiosis. in *S. Mark Henry Symbiosis* 2 :134-140, 1967.
- HARVEY (D.J.) & T.A. WEBB — Ants associated with *Harkenclenus titus*, *Glaucopsyche lygdamas* and *Celastrina argiolus* (Lyc.) *J. Lepid. Soc.* 34(4) :371-372, 1980.
- HAVILAND (G.D.) — A revision of the tribes Naucleae. *J. Linn. Soc. London Bot.* 33 :1-94, 1897.
- HEADS (P.A.) & J.H. LAWTON BRACKEN — Ants and extrafloral nectaries II. The effect of ants on the insect herbivores of bracken. *J. Anim. Ecol.* 53(3) :1015-1031, 1984.
- HEIM (D.R.) — Plantes et Fourmis. Relations biologiques. *Rev. Sc. 4ème sér.* 33(4-5) :103-109 ; 259-271 ; 299-303, 1896.
- HEIM (D.R.) — The Biological relations between plants and ants. *Smithsonian Rep* for 1896 : 411-455, 6 pls., 1898.
- HEITHAUS (E.R.), O.C. CULVER & A.J. BEATTIE — Models of some ant-plant mutualisms. *Am. Nat.* 11(3) :347-361, 1980.
- HENDERSON (M.R.) — Malayan Wild Flowers. Monocotyledons. *Kuala Lumpur* : 357 pp., 1974.
- HENDERSON (M.R.) — Malayan Wild Flowers. Dicotyledons. *Kuala Lumpur* : 478 pp., 1974.
- HENDRIX (S.D.) & R.J. MARQUIS — Herbivore damage to three tropical Ferns. *Biotropica* 15(2) :108-111, 1983.
- HENNING (S.F.) — Biological groups within the *Lycaenidae* (Lep.) *J. Ent. Soc. South Afr.* 46(1) :65-85, 1983.
- HENNING (S.F.) — Cheminal communication between *Lycaenid* larvae (Lep. Lyc.) and Ants (Hym. Form.). *J. ent. Soc. South Afr.* 46(2) :341-366, 1983.
- HERNERS (J.M.) — Reliability theory and foraging by ants. *J. Theor. Biol.* 89(1) :175-189, 1981.
- HERING (M.) — Die Blättminen Mittel-und Nord-Europas einschliesslich Englands. *Gustav Feller ed.*, 1937.
- HERTING (B.) F.J. SIMMONDS — A catalogue of Parasite and Predators of Terrestrial Arthropods A.4. Hymenoptera. *CAB, CICB, London* 206 pp., 1977.
- HETVEY (A.) & M.S. NAIR — Antibiotic metabolite of a fungus cultivated by gardening ants. *Mycologia* 71 :1064-1066, 1979.
- HICKMAN (J.C.) — Pollination by ants (Hym. Form.) : a low energy system. *Science* 184(4143) : 1290-1294, 1974.
- HINTON (H.E.) — Myrmecophilous *Lycaenidae* and other *Lepidoptera*. A summary. *Trans. Soc. London Entomol. Nat. Hist. Soc.* 1949-1950 : 111-174, 1951.
- HOCKING (B.) — Insect associations with the swollen thorn acacias. *Trans. R. ent. Soc. London* 122(7) :211-255, 1970.
- HOCKING (B.) — Ant-plant mutualism : Evolution and energy. in *Gilbert et Raven Coevolution of Insects and Plants* : 78-90, 1975.

- HOLDOBLER (B.) — Verhaltens-physiologische Adaptationen an ökologische Nischen in Ameisennestern. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 35 :137-144, 1971.
- HOLDOBLER (B.) — Canopy orientation : a new kind of orientation in ants. *Science* 210 :86-88, 1980.
- HOLDOBLER (B.K.) & E.O. WILSON — Weaver ants. *Scient. Amer* 237(6) :146-154, 1977.
- HOLDOBLER (B.) & E.O. WILSON — Queen control in colonies of weaver ants (Hym. Form.). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 76(2) :235-238, 1983.
- HOLDOBLER (B.) — Territorial behavior in the Green Tree Ant, *Oecophylla smaragdina*. *Biotropica* 15(4) :241-250, 1983.
- HOLMGREN (N.) — Ameisen als Hügelbildner in Sümpfen. *Zool Jahrb. System* 20 :353-370, 1904.
- HOLTUM (R.E.) — Plant Life in Malaya. *Longmans ed. Singapore* :254pp., 1954.
- HOLTUM (R.E.) — A revised Flora of Malaya II. Ferns of Malaya. *Gov. Print. Press. Singapore* :653pp., 1954.
- HORVITZ (C.C.) & A. BEATTIE — Ant dispersal of calathea (Maranthaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *Am. J. Bot.* 87(3) :321-326, 1980.
- HOUDARD (C.) — Les Zoocécidies des Plantes d'Afrique, d'Asie et d'Océanie. 1&2. *J. Hermann ed. Paris* 1056 pp., 1922.
- HOWARD (D.F.), D.W. PHILLIPS, T.H. JONES & M.S. BLUM — Anthraquinones and anthrones : occurrence and defensive function in a chrysomelid beetle. *Naturwissenschaften* 69(2) :91-92, 1982.
- HOOKE (J.D.) — The Flora of British India. *Delhi*, 1 :208pp., 1872 ; 4 : 780pp., 1873.
- HUBBELL (S.P.), L.K. JOHNSON, E. STANISLAV, B. WILSON & H. FOWLER — Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants. *Biotropica* 12(3) :210-213, 1980.
- HUBBELL (S.P.) & D.F. WIEMER — Host Plant selection by an attine ant. *Proc. 1st Symp. IUSSI, Paris* 2 :133-154, 1982.
- HUBBELL (S.P.) D.F. WIEMER & A. ADEJARE — An antifungal terpenoid defends a Neotropical tree (Hymenaea) against attack by fungus-growing ants (Atta). *Oecologia* 60(3) :321-327, 1983.
- HUTCHINSON (G.L.), R.J. MILLINGTON & D.B. PETERSY — Atmospheric ammonia : Absorption by plant leaves. *Science N.Y.* 175 :771-772, 1972.
- HUXLEY (A.) — Plant and Planet. *Allan Lane, London* : 428 pp., 1974.
- HUXLEY (A.) — Green Inheritance. *Gaia Books Lim., London* :193 pp., 1984.
- HUXLEY (C.) — The Antplants Myrmecodia and Hydnophytum (Rubiaceae) and the relationships between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytol.* 80(1) :231-268, 1978.
- HUXLEY (C.) — Symbiosis between ants and epiphytes. *Biol. Reviews* 55 :321-340, 6 figs., 1 pl., 1980.
- HUXLEY (C.) — Ant-epiphytes of Australia. in *Buckley Ant-Plant interactions in Australia Junk ed* : 63-73, 1982.
- IHERING (H. von) — Die Cecropien und ihre Schutzameisen. *Engler's Bot. Jahrb.* 39 :666-714, 1907.
- INOUE (D.W.) & D.R. TAYLOR — A mutualistic ant-plant relationship from a high-altitude temperate region. *Am. Zool.* 15 :15 :784, 1975.
- INOUE (D.W.) & D.W. TAYLOR — A temperate region plant-ant-seed predator system : consequences of extra-floral nectar secretion by *Helianthella quinquenervis*. *Ecology* 60(1) :1-7, 1979.
- IWANAMI (Y.), M. IWAMATSU, I. OKADA & T. IWADARE — Comparison of inhibitor effects of royal jelly acid and myrmicacin on germination of *Camellia sinensis* pollens. *Experientia* 35 :1311-1312, 1979.
- JACK (W.) — Account of the *Lansium* and some other genera of Malayan Plants. *Trans. Linn. Soc. London* 14 :114-130, Pl., 1823.
- JACKSON (D.) — Competition in the tropics : ants on trees. *Antenna* 8(1) :19-22, 1984.
- JACOBS (M.) — On domatia the viewpoints and some facts. *Kon. Meded. Akad. Wet. Ser. C.* 69 :275-289, 1966.
- JAISON (P.) — Environmental Preference induced experimentally in ants (Hym. Formicidae) *Nature* 286 (5771) : 388-389, 1980.
- JANDA (C.) — Die extranuptialen Nektarien der Malvaceen. *Oesterr. Bot. Z.* 86 :81-130, 1937.
- JANZEN (D.H.) — The Interaction of the Bull's-Horn Acacia (*A. cornigera*) with one of its ant inhabitants (*Pseudomyrmex fulvescens* Emery) in Eastern Mexico. *Ph. D. Thesis, Berkeley*, 1965.
- JANZEN (D.H.) — Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20(3) :249-275, 1966.

- JANZEN (D.H.) — La Hormiga del Cornizuelo en Veracruz. *Inst. Nac. Invest. Agric. Mexico* 4pp., 1966.
- JANZEN (D.H.) — Interaction of the Bull's Horn Acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea*, Smith) in Eastern Mexico. *Univ. Kansas Sc. Bull* 47(6) :315-558, 1967.
- JANZEN (D.H.) — Fire, vegetation, structure and the ant x acacia interaction in Central America. *Ecology* 48(1) :26-35, 1967.
- JANZEN (D.H.) — Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 102 :592-595, 1968.
- JANZEN (D.H.) — Birds and the ant x acacia interaction in Central America with notes on Birds and other myrmecophytes. *Condor* 71 :240-256, 1969.
- JANZEN (D.H.) — Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23(1) :1-27, 1969.
- JANZEN (D.H.) — Allelopathy by myrmecophytes : the ant Azteca as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50(1) :147-153, 1969.
- JANZEN (D.H.) — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104(940) :501-528, 1970.
- JANZEN (D.H.) — Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2 :465-492, 1971.
- JANZEN (D.H.) — Comparative ecology of New and Old world ant plants. *Proc. R. Ent. Soc. London* C36(9) :42-43, 1972.
- JANZEN (D.H.) — Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (*Pseudomyrmecinae*) in a Nigerian forest. *Ecology* 53(5) :885-892, 1972.
- JANZEN (D.H.) — Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its Azteca ants. *Biotropica* 54 :15-28, 1973.
- JANZEN (D.H.) — Evolution of polygynous obligate Acacia-ants in Western Mexico. *Journ. Anim. Ecol.* 42 :727-750, 1973.
- JANZEN (D.H.) — Swollen thorn Acacias of Central America. *Smithsonian Contr. Botany* 13 :1-131, 1974.
- JANZEN (D.H.) — Tropical Blackwater Rivers, Animals and Mass fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6(2) :69-103, 1974.
- JANZEN (D.H.) — Epiphytic Myrmecophytes in Sarawak : mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* (4) :237-259, 1974.
- JANZEN (D.H.) — *Pseudomyrmex nigropilosa* : a parasite of a mutualism. *Science* 188 :936-937, 1975.
- JANZEN (D.H.) — Ecology of Plants in the Tropics. *Studies in Biol. E. Arnold* 58 :66 pp., 1975.
- JANZEN (D.H.) — Why don't ants visit flowers ? *Biotropica* 9 :252, 1977.
- JANZEN (D.H.) & D.B. McKEY — *Musanga cecropioides* is a *Cecropia* without its ants. *Biotropica* 9 :57, 1977.
- JANZEN (D.H.) — When is it coevolution ? *Evolution* 34(3) :611-612, 1980.
- JEFFREY (D.C.), J. ARDITI & H. KOPOWITZ — Sugar content in floral and extrafloral exudates of orchids : pollination, myrmecology and chemotaxonomic implications. *New Phytol* 69 :187-195, 1970.
- JERMY (A.C.) & T.G. WALKER — *Lecanopteris spinosa*. A new ant-fern from Indonesia. *Fern Gazette* 11 :165-176, 1975.
- JOHANSEN (R.M.) — Nuevos estudios acerca del mimetismo en el genero *Frankliniophrips* back in Mexico. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. Mex. Zool.* 53(1) :133-156, 1983.
- JOHNSON (A.) — Malayan Botany. *Eastern Univ. Press Singapore* : 143 pp., 1965.
- JOHNSON (A.) — The Ferns of Singapore Island. *Sing. Univ. Press* :128 pp., 1977.
- JOLIVET (P.) — Quelques données sur la myrmécophilie des Clytrides. *Bull. Instr. Sc. Nat. Bruxelles* 28(8) :12 pp., 1952.
- JOLIVET (P.) — La Nouvelle Guinée Australienne. Introduction écologique et entomologique. *Cah. Pacifique, Paris* 15 :42-70, 7 pls., 1971.
- JOLIVET (P.) — Les Plantes myrmécophiles du Sud-Est asiatique. *Cah. Pacifique, Paris* 17 :41-69, 3 pls., 1973.
- JOLIVET (P.) — Les Mannes : Entomologie et Botanique. *Bull. Soc. Linn. Lyon* 49(9) :17-22, 1980.
- JOLIVET (P.) — Insectes et Plantes. Evolution parallèle et adaptations. *Lyon* :148 pp., pls., 1983.
- JOLIVET (P.) — Un hémimyrmécophyte à Chrysomélides (Col.) du Sud-Est Asiatique, *Clerodendrum fragrans* (Vent.) Willd. (Verbenaceae). *Bull. Soc. Linn. Lyon* 52(8) :242-261, 1983.
- JOLIVET (P.) — Un myrmécophyte hors de son pays d'origine : *Clerodendrum fallax* Lindley, 1844 (Verbenaceae) aux îles du Cap Vert *Bull. Soc. Linn. Lyon* 54(5) :122-128, 1985.

- JOLIVET (P.) — Insects and Plants. *Flora & Fauna Publ.*, 2 Gainesville, USA : 220 pp., 29 fig., 1985.
- JOLIVET (P.) — Les découvertes récentes en myrmécophilie des Plantes. Tendances actuelles et interprétations. *Volume jubilaire Congrès Jean-Henri Fabre, Paris* : 19 pp., sous presse.
- JONES (D.) & W.L. STERLING — Manipulation of red imported fire ants *Solenopsis invicta* in a trap crop for boll weevil *Anthonomus grandis* suppression. *Environ. Entomol.* 8 : 1073-1077, 1979.
- JONKMAN (J.C.M.) — Distribution and densities of nests of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893 in Paraguay. *Zeitsch. Angewandte Entom.* 88(1) : 27-43, 1979.
- JONKMAN (J.C.M.) — The external and internal structure and growth of nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893. *Zeitsch. Ang. Entom* 89(2) : 158-173, 1980.
- JOUVENAZ (D.P.) & D.W. ANTHONY — *Mattesia geminata* sp. n. (Neogr. Ophrocyst.) a Parasite of the Tropical Fire Ant, *Solenopsis geminata* (F.). *J. Protozool* 26(3) : 354-356, 1979.
- JOUVENAZ (D.P.) — Natural enemies of fire ants. *Florida Entomologist* 66(1) : 111-121, 1983.
- JUTSUM (A.R.) & J.M. CHERRETT — A new matrix for toxic baits for control of leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich.). *Bull. ent. Res.* 71 : 607-616, 1981.
- JUTSUM (A.R.) ; J.M. CHERRETT & M. FISHER — Interactions between the fauna of Citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca* sp. *J. Appl. Ecol.* 18 : 187-195, 1981.
- KABAKOV (O.N.) — The Coleoptera of Epiphytes in the tropical forests of Viet Nam. *Ent. Rev.* 46(3) : 410-414, 1967.
- KARSTEN (G.) — Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. *Anal. Jard. bot. Buitenzorg* 12 : 185-195, 1895.
- KEAY (R.W.J.) — *Randia* and *Gardenia* in West Africa. *Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles* 28(1) : 15-72, 1958.
- KEELER (K.H.) — Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate ecosystems and their relation to ant abundance. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 60 : 116, 1979.
- KEELER (K.H.) — The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convol.) *Am. J. Bot* 64 : 1182-1188, 1977.
- KEELER (K.H.) — Insects feeding at extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Conv.) *Ent. News* 89 : 163-168, 1978.
- KEELER (K.H.) — Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants at 2 elevations in Jamaica. *Biotropica* 11 : 152-154, 1979.
- KEELER (K.H.) — Species with extrafloral nectaries in a temperate flora (Nebraska). *Prairie Nat.* 11 : 33-38, 1979.
- KEELER (K.H.) — Morphology and distribution of petiolar nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Am. J. Bot.* 66 : 946-952, 1979.
- KEELER (K.H.) — The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). *Am. J. Bot.* 67 : 216-222, 1980.
- KEELER (K.H.) — Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate communities. *Am. Midl. Nat.* 104 : 274-280, 1980.
- KEELER (K.H.) — Function of *Mentzelia nuda* (Loasaceae) postfloral nectaries in seed defense. *Am. J. Bot.* 68 : 295-299, 1981.
- KEELER (K.H.) — Infidelity by acacia-ants. *Biotropica* 13 : 79-80, 1981.
- KEELER (K.H.) — Cover of plants with extrafloral nectaries at four Northern California sites. *Madrono* 28(1) : 26-29, 1981.
- KEELER (K.H.) — A model of Selection for facultative nonsymbiotic mutualism. *Am. Nat.* 118(4) : 488-489, 1981.
- KELLER (C.) — Neue Beobachtungen über Symbiose zwischen Ameisen und Akazien. *Zool. Anz.* 15(388) : 137-143, 1892.
- KENG (H.) — Orders and Families of Malayan Seed Plants. *Univ. Malaya Press, Singapore* : 429 pp., 1969.
- KERNER VON MARILAUM (A.) — Flowers and their unbidden guests. *Kegan ed. London* : 164 pp., 1878.
- KERR (A.F.G.) — Notes on *Dischidia rafflesiana* Wall. and *Dischidia nummularia* Br. *Scient. Proc. Royal Dublin Soc.* 13 : 293-309, 1913.
- KIRK (A.A.) — The Insect fauna of the weed *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) in Papua New Guinea : A potential source of biological control agents. *J. Austr. ent. Soc.* 16 : 403-409, 1977.
- KITCHING (R.L.) & M.F.J. TAYLOR — The culturing of *Jalmenus evagoras evagoras* (Donovan) and its attendant ant, *Iridomyrmex anceps* (Roger). *Austr. Entomol. Mag.* 7(5) : 71-75, 1981.
- KITCHING (R.L.) — Myrmecophilous organs of the larvae and pupa of the lycaenid butterfly *Jalmenus evagoras* (Donovan). *J. Nat. Hist.* 17(3) : 471-481, 1983.
- KLEINFELD (S.E.) — Ant-gardens : the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae) *Ecology* 59(3) : 449-456, 1978.

- KOHL (H.) — Die Ameisenpflanzen des tropischen Afrika mit besonder Berücksichtigung ihrer biologischen Verhältnisse. *Natur. u. Offenbarung* 55 :89-111, 148-175 & 343-345, 1909.
- KOPTUR (S.) — Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Am. J. Bot.* 66 :1016-1020, 1979.
- KOPTUR (S.) A.R. SMITH & I. BAKER — Nectaries in some neotropical species of Polypodium (Polypodiaceae) : Preliminary observations and analyses. *Biotropica* 14(2) :108-113, 1982.
- KOPTUR (S.) — Experimental evidence for defense of Inga (Mim.) sapling by Ants. *Ecology* 65(6) :1787-1793, 1984.
- KRANZ (J.), H. SCHMUTTERER & W. KOCH — Diseases, Pests and Weeds in Tropical Crops. *Verlag Paul Parey, Berlin* : 666pp., 1977.
- LAM (H.J.) — The Verbenaceae of the Malayan Archipelago. *Gröningen* :370pp., 3 pls., 1919.
- LAM (H.J.) — Vegetations bilder aus der Innern von Neu Guinea. in *Karsten U. Shenk Vegetations bilder* 15(7) :8 pp., Pls., 1923-24.
- LAM (H.J.) — Fragmenta Papuana. *Sargentia* 5 :1-196, 1945.
- LAMB (K.P.) — Economic Entomology in the Tropics. *Academic Press, N.Y.* : 195 pp., 1974.
- LAMBORN (W.A.) — On the relationships between certain West African insects, especially ants, Lycaenidae and Homoptera. *Trans. Ent. Soc. London* 61 :436-512, 1913.
- LANZA (J.) & B.R. KRAUSS — Detection of amino-acids in artificial nectars by two tropical ants, *Leptothorax* and *Monomorium*. *Oecologia* 63 :423-425, 1984.
- LARSON (P.P. & M.W.) — Ants observed. *Scientific Book Club, London* : 192pp., 1965.
- LAWTON (J.H.) — The structure of the arthropod community on bracken *Bot. J. Linn. Soc.* 73 :187-216, 1976.
- LAWTON (J.H.) & P.A. HEADS — Bracken, ants and extrafloral nectaries. I. The components of the system. *J. Anim. Ecol.* 53(3) :995-1014, 1984.
- LE CERF (F.) — Sur une chenille de Lycaenide élevée dans des galls d'Acacia par des fourmis du genre *Crematogaster*. *C.R. Ac. Sc.* 158 :1127-1129, 1914.
- LE CERF (F.) — Chenilles et cocons recueillis dans les galls des Formicides. *Voy. Alluaud Jeannel Afr. Orient. Lép.* 1 :1-32, 1914.
- LECOMTE (H.) & H. HUMBERT — Flore Générale de l'Indochine. *Paris, Masson & Cie* 3 :404-407, 1922, 1923 ; 1(1) : 144pp., 1938 ; 5(5) :373-516, 1926.
- LEDoux (A.) — Etude du comportement et de la biologie de la fourmi fileuse (*Oecophylla longinoda* Cat.). *Ann. Sc. Nat.* 2(12) :315-461, 1950.
- LEOPOLD (A.S.) — Wildlife of Mexico. *Univ. Cal. Press.* : 566pp., 1959.
- LESTON (D.) — The ant-mosaic tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Articles and News Summaries* 19 :311-341, 1973.
- LESTON (D.) — the ant-mosaic : a fundamental property of cocoa farms. *Depart. Zool. Ghana, Legon* : 570-581, 1973.
- LESTON (D.) — A neotropical ant mosaic. *Ann. Ent. Soc. Am.* 71 :649-653, 1978.
- LEVIEUX (J.) — La structure du nid de quelques fourmis arboricoles d'Afrique tropicale. *Ann. Univ. Abidjan C* 12 :5-22, 1976.
- LEVIN (D.A.) — Plant phenolics : an ecological perspective. *Am. Nat.* 105(942) :157-181, 1971.
- LEVIN (D.A.) — The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48(1) :3-15, 1973.
- LEVIN (D.A.) — The oil content of seeds. An ecological perspective. *Am. Nat.* 108(960) :193-206, 1974.
- LEVIN (D.A.) — The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7 :121-159, 1976.
- LEVINS (R.) M.L. PRESSICK & H. HEATWOLE — Coexistence patterns in insular ants. *Am. Sci.* 61 :463-472, 1973.
- LEWIS (T.) — The size and effect of infestations of leaf-cutting ants (Attiidae Hym.) in cocoa in Trinidad. *Proc. 47h Inst. Cocoa Conf. Trinidad Tobago* 597-601, 1976.
- LINSENMAYER (W.) — Insectes du Monde. *Paris, Stock* :379 pp., 1973.
- LITTLEDYKE (M.) & J.M. CHERRETT — Variability in the selection of substrate by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *Acromyrmex octospinosus* (Formicinae) *Bull. Entomol. Res.* 65 :33-48, 1975.
- LITTLEDYKE (M.) & J.M. CHERRETT — Direct ingestion of Plant sap from cut leaves by the leaf cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich). *Bull. ent. Res.* 66 :205-217, 1976.
- LITTLEDYKE (M.) & J.M. CHERRETT — Defence mechanisms in young and old leaves against cutting by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich). *Bull. Ent. Res.* 68(2) :263-271, 1978.
- LITTLEDYKE (M.) & J.M. CHERRETT — Olfactory responses of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *Acromyrmex octospinosus* (Hym. Form.) in the laboratory. *Bull. Entom. Res.* 68 :273-282, 1978.

- LOFGREN (C.S.), W.A. BANKS & B.M. GLANCEY — Biology and Control of imported fire ants. *Ann. Rev. Entom.* 20 :1-30, 1975.
- LOFGREN (C.S.) & C.T. ADAMS — Economic aspects of the imported fire ant in the United States. *Proc. 9th Congress Int. Union Study Soc. Ins. Boulder* :124-128, 1982.
- LOPES (J.L.) & B. GILBERT — Constituintes quimicos do fungo da *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908. *Arq. Inst. Biol.* 44(1-2) :75-83, 1977.
- LOVIS (J.D.) — Evolutionary patterns and processes in ferns. *Adv. Bot. Res.* 4 :229-416, 1977.
- LU (K.L.) & M.R. MESLER — Ant dispersal of a neotropical forest floor gesneriad. *Biotropica* 13 :159-160, 1981.
- LUBBOCK (J.) — Ants, bees and wasps. *London and New York* 1929.
- LUBIN (Y.D.) — Eating ants is no picnic. *Nat. Hist. N.Y.* 92(10) :54-59, 1983.
- LUIZAO (F.J.) & R.M. FORTUNATO DE CARVALHO — Estimativa de Biomassa de Raízes de Duas Espécies de *Cecropia* e sua Relação Com a Associação ou não das Plantas e Formigas. *Acta Amazon.* 11(1) :93-96, 1981.
- LUNDSTROEM (A.N.) — Von Domatien. *Nova Acta Reg. Soc. Upsal* 13(3) :1-88, 4 pls., 1887.
- MACEDO (M.) & G.T. PRANCE — Notes on the vegetation of Amazonia II. The dispersal of plants in Amazonian white sand : the campinas/as functional islands. *Brittonia* 30 :203-215, 1978.
- MACFARLANE (R.) ; G.V.H. JACKSON & K.D. MARTEN — Die-back of *Eucalyptus* in the Solomon Islands. *Commonwealth Forestry Rev* 55(2) :133-139, 1976.
- MAGNIN (A.) — Les Plantes myrmécophiles d'après les travaux de Ule. *Mem. Soc. Emul. Doubs* 7(10) :13-15, 1905.
- MAJER (J.D.) — The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *J. Applied Ecol* 13(1) :123-144, 1976.
- MAJER (J.D.) — The ant mosaic in Ghana cocoa farms : further structural consideration. *J. Applied Ecology* 13(1) :145-155, 1976.
- MAJER (J.D.) — The influence of ants and ant manipulation on the cocoa farm fauna. *J. applied Ecol.* 13(1) :157-175, 1976.
- MAJER (J.D.) — Preliminary survey of the epigeic invertebrate fauna with particular reference to ants, in areas of different land use at Dwellingup, Western Australia. *Forest Ecol. Manag.* 1 :32-34, 1978.
- MAJER (J.D.) — The possible protective function of extrafloral nectaries of *Acacia salicina*. *Mulga Research Centre Ann. Rep. Perth* 2 :31-39, 1979.
- MAJER (J.D.) — The influence of ants on broadcast and naturally spread seeds in rehabilitated bauxite mined areas. *Reclamation Rev.* 3 :3-9, 1980.
- MAJER (J.D.) — Ant manipulation in agro — and forest — ecosystems. in *Proc. 9th Congress Int. Union Study Soc. Ins. Boulder, Col.* : 90-97, 1982.
- MAJER (J.D.) — Ant-plant interactions in the Darling Botanical District of Western Australia. in *Buckley : Ant-Plant interactions in Australia* 6 :45-61, 1982.
- MAJER (J.D.) — The influence of Ants on seeding operations in Northern Australian mined areas. *Reclam. Reveget. Research. Amsterdam* 2 :299-313, 1983.
- MAJER (J.D.) — Ants : Bio-indicators of Minesite Rehabilitation Land Use and Land Conservation. *Environ. Manag. New York* 7 :375-383, 1983.
- MANI (M.S.) — Ecology of Plant Galls. *Junk ed., The Hague* : 434 pp., 1964.
- MANN (W.M.) — Parabiosis in Brazilian Ants. *Psyche* 19 :36-41, 1912.
- MANN (W.M.) — The ants of the British Solomon Islands. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 63(7) :271-391, 1919.
- MANN (W.M.) — The ants of the Fiji Islands. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 64(5) :401-499, 1921.
- MARIKOVSKI (P.I.) — On some features of behavior of the ants *Formica rufa* L. infected with fungous disease. *Ins. Soc.* 9(2) :173-179, 1962.
- MARK HENRY (S.) — Symbiosis. *Academic Press, N.Y.* 2 vols : 478+443pp., 1966-67.
- MARSHALL (J.J.) & F.R. RICKSON — Characterization of the a-D-glucan from the plastids of *Cecropia peltata* as a glycogentype polysaccharide. *Carbohydrate Res.* 28 :31-37, 1973.
- MARTIN (M.M.), M.G. MACCONNELL & G.R. GALE — The chemical basis for the attine ant-fungus symbiosis : absence of antibiotics. *Ann. Ent. Soc. Am.* 62 :386-388, 1969.
- MARTIN (M.M.) — The biochemical basis of the fungus-attine ant symbiosis. *Science* 169 :16-20, 1970.
- MARTIN (M.M.) — Biochemical ecology of the attine ants (Hym. Form.). *Accounts Chem. Res.* 7(1) :1-5, 1974.
- MARTIN (M.M.), N.D. BOYD, M.J. GIESELMANN & R.G. SILVER — Activity of faecal fluid of a leaf-cutting ant toward plant cell wall polysaccharides. *J. Insect Physiol.* 21 :1887-1892, 1975.

- MASCHWITZ (U.), M. WUST & K. SCHURIAN — Blaulingsraupen als Zuckerlieferanten für Ameisen. *Oecologia* 18 :17-21, 1975.
- MASI (L.) — Descrizione di un Allodape vivente nelle spine di un Acacia nella Somalia italiana. *Mem. Soc. ent. Ital.* 9 :67-75, 1930.
- MATTEI (G.E.) — Acacie africane a spine mirmecodiate. *Boll. R. Orto. Bot. Giard. Col. Palermo* 8(1-2-3) :131-133, 1909.
- MATTEI (G.E.) — Nuove piante mirmecofile. *Boll. R. Orto Bot. Giard. Col. Palermo* 1 :39-46, 1914.
- MCDADE (L.A.) & S. KINSMAN — The impact of floral parasitism in 2 neotropical hummingbird pollinated plant species. *Evolution* 34 :944-958, 1980.
- MCKEY (D.) — Ant-plants : Selective Eating of an unoccupied Barteria by a Colobus monkey. *Biotropica* 6(4) :269-270, 1974.
- MCLAIN (D.K.) — Ants, extrafloral nectaries and herbivory on the passion vine, *Passiflora incarnata*. *Am. Midl. Nat.* 110(2) :433-439, 1983.
- MEHLOP (P.), & N.J. SCOTT — Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecol. Entom.* 8(1) :69-85, 1983.
- MEIKLE (A.A.) — The Insects associated with bracken. *Agric. Progress* 14 :58-60, 1937.
- MERCET (R.G.) — Relaciones entra las plantas y los insectos. *Assoc. Esp. Sc. Nat. Zaragoza* 4(3) :11 pp., 1908.
- MERRILL (E.D.) — Myrmeconaucea, a new genus of rubiaceous plants from Palawan and Borneo. *Philipp. J. Science* 17(4) :375-376, 1920.
- MERRILL (F.D.) & I.M. PERRY — Plantae Papuanae Archboldianae. XV. *J. Arnold Arbor* 26(1) :1-36, 1945.
- MERRILL (E.D.) — Plant life of the Pacific World. *The Macmillan Co., N.Y.* :295 pp., 1946.
- MESSINA (F.J.) — Plant Protection as a consequence of an Ant-Membracid mutualism : Interactions on Goldenrod (*Solidago* sp) *Ecology* 62(6) :1433-1440, 1981.
- MEYER (F.J.F.) — Ueber die Secretions Organe der Pflanzen. *Berlin* : 99pp., 1837.
- MIEHE (H.) — Untersuchungen über die Javanische Myrmecodia. *Abhandl. d. K.S. Gesell. Wissensch. math.-phys. Kl. Leipzig* 32(4) :312-361, 1911.
- MIEHE (H.) — Über die javanische Myrmecodia und die Beziehung zu ihren Ameisen. *Biol. Centralblatt* 31(20) :733-738, 1911.
- MILDBRAED (J.) — Afrikanische Ameisenpflanzen. *Naturforsch, Berlin* 2 :5-9, 1925.
- MILEWSKI (A.V.) — The occurrence of seeds and fruits taken by ants versus birds in mediterranean Australia and Southern Africa. in relation to the availability of soil potassium. *J. Biogeography* 9(6) :505-516, 1982.
- MILLAR (A.) — Orchids of Papua New Guinea. *Austr. Univ. Press* :101 pp, 1978.
- MONOD (Th.) & C. SCHMITT — Contribution à l'étude des pseudo-galles formicaires chez quelques Acacias africains. *Bull. IFAN* 30A(3) :953-1012, 1968.
- MONOD (Th.) — Sur quelques galles africaines d'Acacias. *Bull. IFAN* 30 A : 1302-1333, 1968.
- MORLEY (D.W.) — The Ant World. *Pelican Books, London* : 191 pp., 1953.
- MORTEO (E.) — Sopra due piante formicarie. *Malpighia* 18 :504-511, 1904.
- MOSCHWITZ (V.) & al. — Lycanid (Lep.) larvae as sugar suppliers for Formicidae. *Oecologia* 18(1) :17-21, 1975.
- MOSER (J.C.) — Trails of the leafcutters. *Natural Hist.* 76 :32-35, 1967.
- MULLENAX (C.H.) — The use of jackbean (*Canavalia ensiformis*) as a biological control for leafcutting ants (*Atta* sp.) *Biotropica* 11(4) :313-314, 1979.
- MULLER (F.) — The habits of various insects. *Nature* 10 :102-103, 1874.
- MULLER (F.) — Die Imbauba und ihre Beschützer. *Kosmos* 8 :109-116, 1880.
- MULLER (F.) — Zur Frage der myrmecophilen Pflanzen. *Monatl. Mitth. Gesamtgeb. Naturwiss.* 5 :113-114, 1888.
- MULLER (A.) — Die Pilzgärten einiger südamerikanischen Ameisen. *Bot. Mitteil. Tropen, Iena* 6 :1-127, 1893.
- NAVI (M.S.R.) — Structure of lepiochlorin, an antibiotic metabolite of a fungus cultivated by ants. *Phytochemistry* 18(2) :326-327, 1979.
- NEILL (W.T.) — An unusual habitat for frogs and lizards. *Copeia* 4 :258, 1946.
- NESOM (G.L.) & T.F. STUESSY — Nesting of Beetles and Ants in *Clibadium microcephalum* S.F. Blake (Comp. Heliantheae) *Rhodora* 84(837) :117-124, 1982.
- NETO (G.G.) & N.M. ASAKAWA — Estudo de Mirmecodomácios em algumas especies de Boraginaceae, Chrysobalanaceae, Melastomaceae e Rubiaceae. *Acta Amazonica* 8 :45-50, 1978.
- NEW (T.R.) — A Biology of acacias. *Oxford University Press*, 153 pp., 1984.

- NIEUWENHUIS VON UEKKULL (M.) — Extraflorale Zuckerausscheidung und Ameisenschutz. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 21 :195-327, 1907.
- NILSSON (L.A.) — Pollination ecology of *Epipactis palustris* (Orchidaceae). *Bot. Not.* 131 :355-368, 1978.
- NILSSON (L.N.) — The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae). *Bot. Not.* 133(3) :367-385, 1980.
- NIXON (G.E.) — The Association of ants with Aphids and Coccids. *Commonwealth Inst. Ent., London* : 36 pp., 1951.
- NOGUEIRA (S.B.) & M.B. MARTINHO — Leaf-cutting ants (*Atta* sp.) damage to and distribution along Brazilian roads. *First Symp. IUSSI, Mexico, Paris* 2 :181-186, 1982.
- NORDHAGEN (R.) — Remarks on some new or little known myrmecochorous plants from North America and East Asia. *Bull. Res. Council. Isr. Sect. D Bot.* 7 :184-201, 1959.
- O'DOWD (D.J.) — Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43(2) :233-248, 1979.
- O'DOWD (D.J.) — Pearl bodies of a neotropical tree, *Ochroma pyramidale* Ecological implications. *Amer. J. Bot.* 67(4) :543-549, 1980.
- O'DOWD (D.J.) — Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral : seed escape from rodents. *Ecology* 61(3) :531-540, 1980.
- O'DOWD (D.J.) — Pearl Bodies as Ant Food : An ecological role for some leaf emergences of Tropical Plants. *Biotropica* 14(1) :40-49, 1982.
- O'DOWD (D.J.) — Ants and extrafloral nectaries : No evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. — ant interactions. *Oecologia* 59 (2-3) :191-200, 1983.
- ODUM (E.P.) — Fundamentals of Ecology. *W.B. Saunders, Philadelphia*, 1971.
- OWEN (D.F.) — Tropical Butterflies. *Clarendon Press, Oxford* :214 pp., 1971.
- OWEN (D.F.) — Are aphids really plant pests ? *New Scientist* 76(1073) :76-77, 1977.
- OWEN (D.F.) — How plants benefit from the animals that eat them. *Oikos* 35 :230-235, 1980.
- PAIJMANS (K.) — New Guinea Vegetation. *Elsevier ed. Amsterdam* :213 pp., 1976.
- PAOLI (G.) — Strane abitazioni di une formica su Acacie della Somalia *Riv. Col. Ital.* 3(5) :474-485, 1929.
- PAOLI (G.) — Contributo allo studio dei rapporti fra le Acacie e le formiche. *Mem. Soc. Entom. Ital.* 9 :131-195, 1930.
- PARKINSON (C.E.) — A forest Flora of the Andaman Island. *Dehradun, India* :325 pp., 1972.
- PASSERA (L.) — L'organisation sociale des Fourmis. *Ed. Privat, Toulouse* :360 pp., 1984.
- PAULIAN (R.) — Un naturaliste en Côte d'Ivoire. *Stock ed. Paris* :89-115, 1949.
- PAX (F.) — Euphorbiaceae-Acalypheae-Mercurialinae. *Das Pflanzenreich Regni Veg. Consp.* 4 :473 pp., 1914.
- PEARSON (H.H.W.) — On some species of *Dischidia* with double pitchers *J. Linn. Soc. London* 35 :375-390, 1902.
- PENZIG (O.) — Ueber die Perldrüsen des Weinstockes und anderer Pflanzen. *Atti del Congr. Bot. Intern. Genoa* :237-245, 1892.
- PESSON (P.) et J. LOUVEAUX — Pollinisation et production végétales. *INRA, Paris* :633 pp., 1984.
- PETAL (J.) E. NOWAK, H. JAKUBCZYK & Z. CZERWINSKI — Effect of ants and earthworms on soil habitat modification. in *Lohm & Petsson Soil Organisms as Components of Ecosystems* :501-503, 1977.
- PETERSEN (B.) — Pollination by ants in the alpine tundra of Colorado, USA. *Trans. III. State Acad. Sci.* 70 :349-355, 1977.
- PETTIT (E.) — Les Naucleae (Rubiaceae) du Congo Belge et du Ruanda Urundi. *Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles* 27 :441-448, 1957 & 28 :1-13, 1958.
- PHILLIPS (F.T.), P. ETHERIDGE & G.C. SCOTT — Formulation and field evaluation of experimental baits for the control of leaf-cutting ants (Hym. Form.) in Brazil. *Bull. ent. Res.* 66 :579-585, 1976.
- PHILLIPS (F.T.), P. ETHERIDGE & A.P. MARTIN — Further laboratory and field evaluations of experimental baits to control leaf-cutting ants (Hym. Form.) in Brazil. *Bull. ent. Res.* 69 :309-316, 1979.
- PICKETT (C.H.) & W.D. CLARK — The function of extrafloral nectaries in *Opuntia acanthocarpa* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 66 :618-625, 1979.
- PIERCE (N.E.) & P.S. MEAD — Parasitoids as selective agents in the symbiosis between Lycaenid butterfly larvae and ants. *Science* 211 : 1185-1187, 1981.
- PINTERA (A.) — Selection of plants utilized by *Atta insularis* in Cuba (Hym. Form.) *Acta Entom. Bohem.* 80(1) :13-20, 1983.
- PITTENDRIGH (C.S.) — The Bromeliad-Anopheles malaria complex in Trinidad. 1 : The bromeliad flora. *Evolution* 2 :58-80, 1948.

- POLLARD (G.V.) — A review of the distribution ; economic importance and control of leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) in the Caribbean Region with an analysis of current control programmes. *Proc. First Meeting Soc. Plant Prot. Caribbean Trinidad* :43-61, 1982.
- PRANCE (G.T.) — Gesneriads in the ant gardens of the Amazon. *Gloxinian* 23 :27-28, 1973.
- PROCTOR (M.) & P. YEO — The Pollination of Flowers. *Collins, London* :418 pp., 1979.
- RACIBORSKI (M.) — Biologische Mittheilungen aus Java. *Flora* 85 :325, 1898.
- RACIBORSKI (M.) — Ueber myrmecophile Pflanzen. *Flora* 87 :38-45, 1900.
- RAUCH (W.) — Botanische Mittheilungen aus den Anden. Morphologische und anatomische Beobachtungen an *Polypodium bifrons* Hook. *Abdand. math.-naturwis. Kl. Akad. Wissensch. Litt., Mainz* 3 :3-15, 1955.
- RAUH (W.) — *Solanopteris bismarkii* Rauh. *Trop. subtrop. Pflanz* 5 :223-256, 1973.
- RAY (T.S.) & C.C. ANDREWS — Ant-butterflies : butterflies that follow army ants, *Eciton burchelli*, to feed on antbird droppings. *Science* 210 :1147-1148, 1980.
- REAL (L.) ed. — Pollination Biology. *Academic Press N.Y.* 338 pp., 1983.
- REHR (S.S.), P.P. FEENY & D.H. JANZEN — Chemical defenses in Central American non-ant *Acacias* *J. Anim. Ecol.* 42 :405-416, 1973.
- RETTIG (E.) — Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen. *Bein. bot. Zbl.* 17 :89-121, 1904.
- RHOADES (D.F.) & BERGDAHL — Adaptive significance of toxic nectar. *Am. Nat.* 117 :798-803, 1980.
- RHOADES (D.F.) & R.G. GATES — Toward a general theory of plant-herbivore chemistry. in *Wallace & Mansell Biochemical Interaction Between Plants and Insects*, Plenum New York 10 :168-313, 1976.
- RIBEIRO (G.T.) & R.A. WOESSNER — Efeito de diferentes níveis de desfolha artificial, para avaliação de danos causados por saúvas (*Atta* spp.) em árvores de *Gmelina arborea* L. e de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barr. & Golf. *Anais Socied. Entom. Brasil* 9(2) :261-272, 1980.
- RIBEIRO (G.T.) & R.A. WOESSNER — Estudos sobre a biologia de saúveiros iniciais de *Atta sexdens* *sexdens* (L.). *Anais Socied. Entom. Brasil* 11(1) :49-56, 1982.
- RICH (S.) — How Pheidole ants help Piper plants. *Brenesia* 19-20 :545-548, 1982.
- RICHARDS (A.J.) ed. — The Pollination of Flowers by Insects. *Linn. Soc. London & Acad. Press* : 213 pp., 1978.
- RICHARDS (O.W.) — The Social Insects. *Macdonald, London*, 1967.
- RICHARDS (P.W.) — The Tropical Rain Forest. *Cambridge Univ. Press* :450 pp., 1952.
- RICKSON (F.R.) — Nuclear and Cytoplasmic tubules in cuticle cells of leaf Beltian bodies. *J. Cell Biology* 38(2) :471-474, 1968.
- RICKSON (F.R.) — Developmental aspects of the shoot apex, leaf and Beltian bodies of *Acacia cornigera*. *Amer. J. Botany* 56(2) :195-200, 1969.
- RICKSON (F.R.) — Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata*, a higher green plant. *Science* 173 :344-347, 1971.
- RICKSON (F.R.) — Review of Glycogen plastid differentiation in Müllerian Body Cells of *Cecropia peltata*. *Ann. N.Y. Ac. Sc.* 210 :104-114, 1973.
- RICKSON (F.R.) & W. DENISON — Ascomycete invasion of Glycogen-rich Müllerian-body tissue of *Cecropia obtusifolia* (Moraceae). *Mycologia* 67(5) :1043-1047, 1975.
- RICKSON (F.R.) — The ultrastructure of *Acacia cornigera* L. Beltian body tissue. *Am. J. Bot.* 62(2) :913-922, 1975.
- RICKSON (F.R.) — Anatomical development of the leaf trichilium and Müllerian bodies of *Cecropia peltata* L. *Am. J. Botany* 63(9) :1266-1271, 1976.
- RICKSON (F.R.) — Ultrastructural differentiation of the Müllerian body glycogen plastid of *Cecropia peltata* L. *Am. J. Bot.* 63(9) :1272-1279, 1976.
- RICKSON (F.R.) — Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean Islands. *Amer. J. Bot.* 64(5) :585-592, 1977.
- RICKSON (F.R.) — Ultrastructural development of the beetle food tissue of *Calycanthus* flowers. *Am. J. Bot.* 66(1) :80-86, 1979.
- RICKSON (F.R.) — Absorption of animal tissue breakdown products into a plant stem. The feeding of a plant by ants. *Am. J. Bot.* 66(1) :87-90, 1979.
- RICKSON (F.R.) — Developmental anatomy and ultrastructure of the Ant-food bodies (Beccarian bodies) of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca* (Euphorbiaceae) *Amer. J. Bot.* 67(3) :285-292, 1980.
- RICO-GRAY (V.) — Ants and Tropical Flowers. *Biotropica* 12(3) :223-224, 1980.
- RIDLEY (H.N.) — Symbiosis of ants and plants. *Ann. Bot.* 24(114) :457-483, 1910.
- RIDLEY (H.N.) — The Flora of the Malay Peninsula 11. Gamopetalae. *Reeve, London* :672 pp., 1923.

- RIDLEY (H.N.) — The dispersal of plants throughout the world. *L. Reeve & Co., London*, 1930.
- RISCH (S.), M. McCURE, J. VANDEMEER & S. WALTZ — Mutualism between three species of tropical Piper (Piperaceae) and their ant inhabitants. *Am. Midl. Nat.* 98 :433-443, 1977.
- RISCH (S.J.) & F.R. JACKSON — Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. *Nature* 291 :149-150, 1981.
- RISCH (S.) — How Pheidole Ants help Piper Plants. *Brenesia* 19-20 :545-548, 1982.
- ROBERTS (R.B.) — Method for assaying nectar sugars produced by plants and harvested by insects. *J.N.Y. ent. Soc.* 85(4) :197, 1978.
- ROBERTSON (C.) — Seed crests and myrmecophilous dissemination in certain plants. *Bot. Gaz.* 23 :288-289, 1897.
- ROBINSON (S.W.) & J.M. CHERRETT — Some reactions of leaf-cutting ants (Att. Form.) to a synthetic scent-trail pheromone. *Proc. Symp. IUSSI Dijon* : 91-97, 1975.
- ROBINSON (S.W.) & H.G. FOWLER — Foraging and pest potential of Paraguayan grass-cutting ants (Atta and Acromyrmex) to the cattle industry. *Zeitsch. Angewand. Entom.* 93(1) :42-54, 1982.
- ROBINSON (S.W.) A.R. JUTSUM, J.M. CHERRETT & R.J. QUINLAN — Field evaluation of methyl 4-methylpyrrole-2-carboxylate, a trail pheromone as a component of baits for leaf-cutting ant control. *Bull. ent. Res.* 72 :345-356, 1982.
- ROCKWOOD (L.L.) — Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (Atta). *Ecology* 57(1) :48-61, 1976.
- ROCKWOOD (L.L.) — Foraging patterns and plant selection in Costa Rican leaf-cutting ants. *J.N.Y. Entomol. Soc.* 85 :222-233, 1977.
- ROCKWOOD (L.L.) & K.E. GLANDER — Howling monkeys and leaf-cutting ants : comparative foraging in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 11 :1-10, 1979.
- ROGERS (C.E.) — Extrafloral Nectar : Entomological Implications. *Bull. Ent. Soc. Amer.* 31(3) :15-20, 1985.
- ROOM (P.M.) — The relative distribution of ant species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.* 40(3) :735-751, 1971.
- ROOM (P.M.) — Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. *J. Applied Ecology* 12(1) :47-61, 1975.
- ROOM (P.M.) — Diversity and organization of the ground foraging ant faunas of forest, grassland and tree crops in Papua New Guinea *Australian J. Zoology* 23(1) :71-89, 1975.
- ROUPPERT (C.) — Observations sur les perlules de diverses espèces de phanérogames. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* 32 :102-107, 1926.
- RUMPHIUS (G.E.) — Herbarium Amboinense. *Changnion & Hermann Utywerf. Amsterdam*, 1750.
- SAFFORD (W.E.) — Ant acacias and acacia ants of Mexico and Central America. *Smith. Rep. Washington* 2622 :381-394, 1921.
- SAMWAYS (M.J.), M. NEL & A.J. PRINS — Ants (Hym. Form.) foraging in citrus trees and attending honey-dew producing Homoptera. *Phytophylactica* 14(4) :155-157, 1982.
- SANTSCHI (F.) — Formicidae in Voyage Alluaud & Jeannel en Afrique Orientale 1911-1912 Résultats scientifiques. *Ins ; Hym.* 2 :84-98, 1914.
- SCHEMSKE (D.W.) — A coevolved triad : Costus woodsonii (Zingiberaceae), its dipteran seed predator and ant mutualists. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 59 :89, 1978.
- SCHEMSKE (D.W.) — The evolutionary significance of extrafloral nectar production by Costus woodsonii (Zingiberaceae) an experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.* 68(3) :959-967, 1980.
- SCHENCK (H.) — Acacia myrmecophilae novae. *Fedde's Repertorium* 12 :360-363, 1913.
- SCHENCK (H.) — Die Myrmekophilen Acacia-Arten. *Engler's Bot. Jahrb. Suppl.* 50 :449-487, 1914.
- SCHIMPER (A.F.W.) — Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im Tropischen Amerika. *Botan. Mitt. Tropen, Iena* :1-95, 1888.
- SCHIMPER (A.F.W.) — Zur Frage der Myrmekophilie von Myrmecodia und Hydnophytum. *Bot. Zeit.* 31 :507-511, 1889.
- SCHIMPER (A.F.W.) — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. *Iena* :877 pp., 1898. *Nouvelle ed.* :1611 pp., 1935.
- SCHINZ (H.) — Ueber myrmekodome Akazien. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 4 :20-22, 1894.
- SCHMUTTERER (H.) — Pests of crops in Northeast and Central Africa. *Gustav Fisher, Stuttgart* :296 pp., 1969.
- SCHNELL (R.) — Sur une galle foliaire d'un Wendlandia (Rubiaceae) du Cambodge en rapport avec la question des domaties. *Journ. Agric. Trop.* 7(11) :539-559, 1960.
- SCHNELL (R.) — Le problème des acarodomaties. *Marcellia* 31(2) :95-107, 1963.

- SCHNELL (R.), G. CUSSET & M. QUENUM — Contribution à l'étude des glandes extra-florales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev. Gén. Bot.* 70 :269-342, pls., 1963.
- SCHNELL (R.) — Contribution à l'étude des genres guyano-amazoniens *Tococa* Aubl. et *Maieta* Aubl. et de leurs poches foliaires. *Adansonia* 6(4) :525-532, 1966.
- SCHNELL (R.) & F. GROUT DE BEAUFORT — Contribution à l'étude des Plantes à Myrmécodomaties de l'Afrique Intertropicale. *Mém. Inst. Fr. Afr. Noire* 75 :11-66, 1966.
- SCHNELL (H.) — Remarques morphologiques sur les myrmécophytes. *Col. Morph. Montpellier. Mem. Soc. Bot. Fr.* :121-132, 1966.
- SCHNELL (R.) G. CUSSET, V. TCHINAYE & To NGOC ANH — Contribution à l'étude des Acaradomaties. La question des aiselles de nervure. *Rev. Gén. Bot.* 75 :5-64, 1968.
- SCHNELL (R.) — Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Les Problèmes Généraux. Vol. 1 : Les Flores. Les Structures. *Gauthier Villars, Paris* : 409-441, 1970.
- SCHNELL (R.) — Un exemple d'évolution de la « pensée biologique » des anciennes théories « finalistes » de la myrmécophilie à des conceptions morphogénétiques. *Bull. Sect. Sciences, Paris, Vol. Jub. Prof. Boureau* 8 :17-24, 1985.
- SCHUBART (H.O.) & A.B. ANDERSON — Why ants don't visit flowers. A reply to D.H. Janzen. *Biotropica* 10 :310-311, 1978.
- SCHUMANN (K.) — Einige neue Ameisenpflanzen. *Pringsheim's Jahrb. Wiss. Bot.* 19 :357-421, 1888.
- SCHUMANN (K.) — Ueber Ameisenpflanzen. *Virchow Holtzendorff's Gemeinverst. Vorträge* : 38 p., 1889.
- SCHUMANN (K.) — Einige weitere Ameisenpflanzen. *Abhandl. Bot. Vereins. Prov. Brandenburg* 31(2) : 113-123, 1890.
- SCHUMANN (K.) — Ueber Afrikanische Ameisenpflanzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 9 :54-72, 1891.
- SCHUMANN (K.) — Rubiaceae. *Engler & Prantl. Nat. Pflanzenf.* 4(4) :1-156, 1891.
- SCHUMANN (K.) & K. LAUTERBACH — Die Flora der Deutschen Schutzgebiete in der Südsee. *Berlin* :613 pp., 1901.
- SCHUMANN (K.) — Ameisenpflanzen. *Gartenflora* 51 :95-101, 1902.
- SCHUMANN (K.) — Apocynaceae Africanae. in *Engler's Bot. Jahrb.* 33(2) :316-321, 1903.
- SCHWARZ (E.A.) — Ants protecting acacia trees in Central America. *Proc. Ent. Soc. Washingt.* 18 :211-212, 1917.
- SCHWENDT (E.) — Kenntnis d. extrafloral Nektarien. *Beih. z. Bot. Zentralbl.* 22(1) :245-286, 1907.
- SCOTT (D.H.) & E. SARGANT — On the pitchers of *Dischidia rafflesiana* (Wall.) *Ann. Bot.* 7 :243-269, 1893.
- SCOTT (J.K.) — Ants protecting *Banksia* flowers from destructive insects ? *West. Austr. Nat.* 14 :151-154, 1979.
- SCOTT (J.K.) — Extrafloral nectaries in *Alyogyne hakeifolia* (Giord.) Alef. (Malvaceae) and their association with ants. *J. Roy. Soc. West. Austr.* 15 :13-15, 1981.
- SELMAN (B.J.) — Remarkable new Chrysomeloids found in the nests of arboreal ants in Tanganyika (Coleoptera) : Clytridae and Cryptocephalidae). *Ann. Mag. Nat. Hist.* 13(5) :295-298, 1962.
- SENN (G.) — Die Knollen von *Polypodium brunei* Winkl. *Verh. Naturforsch. Gesellsch. Basel* 21 :115-125, 1910.
- SERNANDER (R.) — Entwurf einer Monographie der Europäischen Myrmekochoren. *Kungl. Svenska Vetenskap. Ak. Handl.* 41(7) :410 pp., 1906.
- SHELFORD (R.W.C.) — A naturalist in Borneo. *Fisher, London* 331 pp., 1916.
- SHERBROOKE (W.C.) & J.C. SCHEERENS — Ant visited extrafloral (calyx & floral) nectaries and nectar sugars of *Erythrina flabelliformis* Kearney in Arizona. *Am. Miss. Bot. Gard.* 66(3) :472-481, 1979.
- SIMONS (P.) — The Potato bites back. *New Scientist* 91(1367) :470-475, 1981.
- SJOSTEDT (Y.) — Akaziengallen und Ameisen aus den Ostafrikanischen Steppen. *Exp. Kilimandjaro Meru, Stockolm* 28(4) :97-118, 1908.
- SKINNER (G.J.) & J.B. WHITTAKER — An experimental investigation of interrelationships between the wood ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *J. Anim. Ecol.* 50(1) :313-326, 1981.
- SKUTCH (A.) — The most hospitable tree. *Sci. Month.* 60 :5-17, 1945.
- SKWARRA (E.) — Ameisen und Ameisenpflanzen in Staate Veracruz (Mexico) 4. *Deutsch. Ent. Kiel* : 160-170, 1930.
- SKWARRA (E.) — Oekologie der Lebensgemeinschaften mexicanischer Ameisenpflanzen. *Zeitschr. Morphol. Oekol. Tiere* 29 :306-373, 1934.

- SKWARRA (E.) — Oekologische Studien über Ameisen und Ameisenpflanzen in Mexico. *Königsberg Press* :153 pp., 1934.
- SMITH (A.C.) — New and noteworthy flowering plants from Fiji *Contr. from US Nat. Herb.* 37(3) :69-106, 1967.
- SMITH (C.C.) — The coevolution of plants and seed predators. in Gilbert & Raven, *Coevolution of Animals and Plants* : 51-77, 1975.
- SMITH (R.B.) & T.P. MOMMSEN — Pollen feeding in an Orb-Weaving Spider. *Science* 226 :1330-1332, 1984.
- SMITH (W.) — *Macaranga triloba*, a new myrmecophilous plant. *New Phytol.* 2 :79-82, 1903.
- SOLEREDER (H.) — Ueber eine heterophylle philippinische Ameisenpflanzen aus der Familie der Melastomataceae. *Naturw. Wochenschr.* 35 :689-691, 1920.
- SOUTHWOOD (T.R.E.) — The insect-plant relationship — an evolutionary perspective. in *Van Emden Insect Plants relationships*, Blackwell London : 3-30, 1973.
- SOYSA (S.W.) — Orchids and Ants. *Orchidol. Zeylan.* 7 :88-91, 1940.
- SPANNER (L.) — Ein Beitrag zur Morphologie einiger Myrmecodien. *Beih. bot. Zbl.* 58 :267-290, 1938.
- SPANNER (L.) — Untersuchungen über den Wärme- und Wasserhaushalt von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*. *Jb. Wiss. Bot.* 88 :243-283, 1939.
- SPRUCE (R.) — Notes of a botanist in the Amazon and Andes. *London* 2 vols. 524 pp., 1908.
- STAGER (R.) — Ueber die Einwirkung von Duftstoff und Pflanzendüften aus Ameisen. *Z. wiss. Insekt. Biol.* 26 :55-65, 1931.
- STAGER (R.) — Fütterungsversuche mit unsern einheimischen Ameisenarten. *Rev. Suisse Zool.* 40(25) :349-363, 1933.
- STANER (P.) — Les Acacias à galles du Congo. *Ann. Soc. Scient. Bruxelles B* 55 :310-314, 1935.
- STEENIS (C.G.G. van) — Flora Malesiana. 1(4) :35-36, 1958.
- STEENIS (C.G.G.) — Pacific Plant Areas. *Manila* 1(1) :1-297, 1963 & *Leiden* 2 :1-312, 1966.
- STEINECK (R.) — Ants (Hym.) love sweet violets. *Dragoco Rep.* : 50-54, 1974.
- STERLING (W.I.) — Fortuitous biological suppression of the bollweevil by the red imported fire ant. *Environ. Entom.* 7 :564-568, 1978.
- STERLING (W.I.), D. JONES & D.A. DEAN — Failure of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, to reduce entomophagous insect and spider abundance in a cotton agroecosystem. *Environ. Entomol.* 8 :976-981, 1979.
- STIZ (H.) — Ameisen und Pflanzen. *Naturwissenschaft* 1(52) :1281-1288, 1913.
- STOUT (J.) — An association of an ant, a mealybug and an understory tree from a Costa Rican rain forest. *Biotropica* 11 :309-311, 1979.
- SUDD (J.H.) — An introduction to the Behaviour of Ants. *Arnold, London* : 200 pp., 1967.
- SUGDEN (A.M.) & R.J. ROBINS — Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Columbian cloud forests. 1 ; Distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11(3) :173-188, 1979.
- SWAIN (T.) — Chemical Plant Taxonomy. *Academic Press New York* :543 pp., 1963.
- SZENT-IVANY (J.J.H.) & R.A. CARVER — Notes on the Biology of some Lepidoptera of the Territory of Papua & New Guinea. *Trans. Papua New Guinea Scient. Soc.* 8 :1-35, 1967.
- TAKAHASHI (R.) — On the myrmecophyte *Macaranga triloba* and its ants in Malaya. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan* 15 :11-12, 1951.
- TEMPEL (A.S.) — Bracken Fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar-feeding ants : A nonmutualistic interaction. *Ecology* 64(6) :1411-1422, 1983.
- TEUSCHER (H.) — *Myrmecodia* and *Hydnophytum* in Flower. *Nat. Hort. Mag.* 35 :49-51, 1956.
- TEUSCHER (H.) — *Dischidia pectenoides*. *Amer. Hort. Mag.* 46 :36-40, 1967.
- TEVIS (L.) — Germination and growth of ephemerals induced by sprinkling a sandy desert. *Ecology* 39(4) :681-688, 1958.
- TEVIS (L.) — A population of desert ephemerals germinated by less than one inch of rain. *Ecology* 39(4) :688-695, 1958.
- TEVIS (L.) — Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecology* 39(4) :695-704, 1958.
- THISTLETON-DYER (W.T.) — Morphological Notes. 7. Evolution of pitchers in *Dischidia rafflesiana*. *Annals Botany* 16 :365-369, 1902.
- THOMPSON (J.N.) — Elaiosomes and fleshy fruits : phenology and selection pressures for ant-dispersed seeds. *Am. Nat.* 117(1) :104-108, 1981.
- TILMAN (D.) — Cherries, ant and tent caterpillars : timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology* 59 :686-692, 1978.
- TOROSSIAN (C.) — Etude biologique des fourmis forestières peuplant les galles de Cynipidae des chênes. *Ins. Sociaux* 18 :193-202, 1971.
- TRELEASE (W.) — Myrmecophilism. *Psyche* :171-180, 1889.

- TREUB (M.M.) — Sur les urnes de *Dischidia rafflesiana* Woll. *Ann. J. Bot. Buitenzorg* 3(1) :13-36, 1882.
- TREUB (M.M.) — Sur le *Myrmecodia echinata* Gaudich. *Ann. J. Bot. Buitenzorg* 3(1) :129-159, 1882.
- TREUB (M.M.) — Nouvelles recherches sur le *Myrmecodia* de Java. *Ann. J. Bot. Buitenzorg* 7 :191-212, 1888.
- TROLL (C.) — Physiognomik der Tropengewächse. *Jahresber. Ges. Freunden und Förd. Rhein. Bonn* : 75 pp., 1958.
- ULBRICHT (E.) — Über europäische Myrmekochoren. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg* 49 :214-241, 6 figs., 1907.
- ULE (E.) — Ameisengärten in Amazonasgebieten. *Bot. Jahrb. Syst.* 30(68) :45-52, 1902.
- ULE (E.) — Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen. *Flora* 94 :491-497, 1905.
- ULE (E.) — Blumengärten der Ameisen an Amazonasströmen. in *Karsten & Schenk, Vegetations.* 3(1) :14 pp., 1905.
- ULE (E.) — Ameisenpflanzen des Amazonasgebietes. in *Karsten & Schenk, Vegetationsbilder* 4(1) :14 pp., 1906.
- ULE (E.) — Die Pflanzenformationen des Amazonas-Gebietes. *Bot. Jahrb.* 40(2) :114-172, 1907 ; 40(3-4) :398-443, 1908.
- ULE (E.) — Ameisenpflanzen. *Engler's Bot. Jahrb.* 37(3) :335-352, 1906.
- UNESCO — Symposium on Ecological Research in Humid Tropics Vegetation. *Unesco Bangkok* :376 pp., 1965.
- UPHOF (J.C.T.) — Ecological relations of Plants with ants and termites. *Bot. Rev.* 8 :563-598, 1942.
- VALETON (T.) — Rubiaceae. *Nova Guinea* 14(2) :229-274, IIs., 1925.
- VALETON (T.) — Die Rubiaceae von Papuasien. 2. in *Lauterbach C. Beiträge zur Flora von Papuasien.* 116 *Bot. Jahr.* 61 :32-163, 1927.
- VAN DER PIJL (L.) — Some remarks on Myrmecophytes. *Phytomorphology* 5(2-3) :190-200, 1955.
- VAN DER PIJL (L.) — Xylocopa and flowers in the Tropics. *K. Nederl. ak. wetens. Proc.* 57 C :413-423; 541-562, 1959.
- VAN DER PIJL (L.) — Principles of Dispersal in Higher Plants. *Springer, New York* :215 pp., 1982.
- VANDERPLANK (F.L.) — The bionomics and ecology of the red tree ant *Oecophylla* sp., and its relationship to the coconut bug, *Pseudotheraptus wayi* Brown (Coreidae). *J. Anim. Ecol.* 29 :15-33, 1960.
- VAN ROYEN (P.) — The Alpine Flora of New Guinea. *J. Cramer ed.* 4 :2405-3516, 1983.
- VARESCHI (V.) — Flora of Venezuela Vol. 1(2). *Caracas* :1033 pp., 1968.
- VICELLI (R.C.) & M.J.A. BERALDO — Determinação da toxicidade de inseticidas organofosforados e carbamatos em laboratório para *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) et *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908. *Arquivos Int. Biol. Sao Paulo* 48(1-4) :1-4, 1981.
- VIHMEYER (H.) — Ameisen von Singapore. *Arch. F ; Naturg.* 81(8) :108-168, 1916.
- WAGNER (W.H.) — *Solanopteris brunei*, a little-known fern epiphyte with dimorphic stems. *Am. Fern. Journal* 62 :33-43, 1972.
- WALLACE (J.M.) & R.L. MANSELL — Biochemical Interaction between Plants and Insects. *Plenum Press, New York* :420 pp., 1976.
- WALLER (D.A.) — Leaf-cutting ants, *Atta texana* and leaf-ridding flies, *Pholeomyia texensis*. *Ecol. Entom.* 5 :305-306, 1980.
- WALLER (D.A.) — Leaf-cutting ants and live oak : The role of leaf toughness in seasonal and intraspecific host choice. *Entom. Exp. Appl.* 32(2) :146-150, 1982.
- WARBURG (D.) — Ueber Ameisenpflanzen. *Biol. Central.* 12 :129-142, 1892.
- WARBURG (O.) — *Plantae Hellwigianae*, Beitrag zur Flora von Kaiser Wilhelmsland. *Engler's Bot. Jahrb* 18 :184-212, 1894.
- WARBURG (O.) — Monographie des Myristicaceae. *Nova Acta Ac. Nat. Curios. Halle* 68 :680 pp., pls., 1897.
- WASMANN (E.) — Eine neue *Pseudomyrma* aus Ochsendornakazie, in Mexico. *Tijdschr. v. Entom.* 58-296-352, 1915.
- WASMANN (E.) — Nachtrag zu eine neue *Pseudomyrma* aus der Ochsendornakazie in Mexico. *Tijdschr v. Entom. Suppl.* 58 :125-131, 1916.
- WASMANN (E.) — Die Ameisen mimikry. Beiträge zur Kenntnis der Myrmekophilen. *Abdandl. zur theoretischen Biologie, Berlin* 19 :164 pp, 3 pls., 1925.
- WATERHOUSE (G.A.) — Notes on Australian Lycaenidae. 4. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales* 53 :401-412, 1928.

- WAY (M.J.) — Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Entomol. Res.* 45 :93-112, 1954.
- WAY (M.J.) — Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Form.) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae). *Bull. Entomol. Res.* 45 :113-134, 1 pl., 1954.
- WAY (M.J.) — Mutualism between ants and honey-dew producing Homoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 8 :307-344, 1963.
- WEBER (N.A.) — Parabiosis in Neotropical ant gardens. *Ecology* 24 :400-404, 1943.
- WEBER (N.A.) — Lower Orinoco River fungus-growing ants (Hym. Form. Attini). *Bol. Entomol. Venez.* 6 :143-161, 1947.
- WEBER (N.A.) — Symbiosis between fungus-growing ants and their fungus. 1955 *Yearbook Americ. Phil. Soc.* 153-157, 1956.
- WEBER (N.A.) — Fungus growing ants and their fungi : *Cyphomyrmex costatus*. *Ecology* 38 :480-494, 1957.
- WEBER (N.A.) — The fungus-growing ants. *Science* 153 :587-604, 1966.
- WEBER (N.A.) — Fungus growing ants and soil nutrition. *Actas Primeiro Coloquium Latino Americano Biologico Suelo Monografia, UNESCO I* :221-256, 1966.
- WEBER (N.A.) — Tobago island fungus-growing ants (Hym. Form.) *Entomol. News* 79(6) :141-145, 1968.
- WEBER (N.A.) — Ecological relations of three *Atta* species in Panama. *Ecology* 50 :141-147, 1969.
- WEBER (N.A.) — The fungus-culturing behavior of ants. *Am. Zool.* 12 :577-587, 1972.
- WEBER (N.A.) — The attines : fungus culturing ants. *Am. Sci.* 60 :448-456, 1972.
- WEBER (N.A.) — Fungus culturing by Ants. in Batra : *Insect-fungus symbiosis*. Wiley and Son :276 pp., 1979.
- WETTSTEIN (R.) — Pflanzen und Ameisen. *Vortr. Ver. Verbreit. Naturw. Kenntn. Wien* 29 :307-327, 1889.
- WETTSTEIN (R.) — Tratado de Botanica Sistemática. Ed. Labor S.A., Barcelona :1-1039, 1944.
- WHEELER (J.C.) — Ant larvae of the subfamily Formicinae : second supplement (Hym. Form.). *Ann. Entomol. Soc. America* 63 :648-656, 1970.
- WHEELER (W.M.) — The fungus-growing ants of North America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 23 :669-807, 1907 ; Rep. 1973.
- WHEELER (W.M.) — The ants of Porto Rico and the Virgin Islands. *Bull. Amer. Mus. Hist. Nat.* 27 :117-158, 1908.
- WHEELER (W.M.) — Ants, their structure Development and Behavior. *Columbia Univ. Press, N.Y.* : 663 pp., 1910 ; rep. 1925.
- WHEELER (W.M.) — Notes on a mistletoe ant. *New York Ent. Soc.* 20 :130-134, 1912.
- WHEELER (W.M.) — Observations on the Central American Acacia/Ants. *Trans. 2nd. Congr. Entom. Oxford* 2 :109-139, 1912-13.
- WHEELER (W.M.) — The ants of the Baltic Amber. *Zchrift. Phys. Okon. Ges. Königsberg* 55 :1-142, 1914.
- WHEELER (W.M.) — A new case of parabiosis and the ant gardens of British Guiana. *Ecology* 2 :89-103, 1921.
- WHEELER (W.M.) — A study of some social beetles in British Guiana and of their relation to the ant-plant *Tachigalia*. *Zoologica, New York* 3 :35-126, 1921.
- WHEELER (W.M.) — The ants collected by the American Museum Congo expedition. A contribution to the myrmecophily of Africa. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 45 :39-1139, 1921-22.
- WHEELER (W.M.) & J.C. BEQUAERT — Amazonian myrmecophytes and their ants. *Zool. Anz.* 82 :10-39, 1929.
- WHEELER (W.M.) & P.J. DARLINGTON — Ant-tree notes from Rio Frio, *Psyche* 37 :107-117, 1930.
- WHEELER (W.M.) — Studies on neotropical ant-plants and their ants. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 90(1) :1-162, 1942.
- WHIFFIN (T.) — Studies in the genus *Maieta* (Melastomataceae). *Brittonia* 23 :325-329, 1971.
- WHIFFIN (T.) — Observations on some upper Amazonian formicarial Melastomataceae. *SIDA* 5(1) :33-41, 1972.
- WIGHAM (D.) — An ecological life history study of *Uvularia perfoliata* L. *Am. Midl. Nat.* 91 :343-359, 1974.
- WHITEHEAD (Ch. S.), A.H. HALEVY and M.S. REID — Roles of ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in pollination and wound induced senescence of *Petunia hybrida*. *Physiol. Plant* 61 :643-648, 1984.
- WHITFORD (W.G.) & G. ETTERS HANK — Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environ. Entomol.* 4 :689-696, 1975.

- WHITFORD (W.G.), D.J. DEPREES, P. HAMILTON & G. ETTERS HANK — Foraging ecology of seed-harvesting ants, *Pheidole* sp in a Chihuahuan desert ecosystem. *Am. Midl. Nat.* 105(1) :159-167, 1981.
- WHITMORE (T.C.) — Palms of Malaya. *Oxford Univ. Press, London* 132 pp., 1973.
- WHITMORE (T.C.) — Tropical Rain Forests of the Far East. *Clarendon Press, Oxford* :282 pp., 1975.
- WHITNEY (K.) — Laboulbeniales : A meek and succesful social disease. *New Scientist* :834-837, 1982.
- WHITTEN (A.J.) — Notes on the ecology of *Myrmecodia tuberosa* Jack on Siberut Island, Indonesia. *Ann. Bot.* 47 :525-526, 1981.
- WHITTEN (A.J.) — The role of ants in selection of night trees by gibbons. *Biotropica* 14(3) :237-23, 1982.
- WILDEMAN (E. de) — Une plante myrmécophile nouvelle (*Scaphopetalum thonneri* De Wild. et Th. Dur.). *Bull. Herb. Boissier*, 521-525, 1897.
- WILDEMAN (E. de) — Sur le *Randia lujae* De Wild, plante myrmécophyte et acarophyte nouvelle de la famille des Rubiacées. *C.R. Ac. Sc. Paris* 138 :913-914, 1904.
- WILDEMAN (E. de) — Sur le *Macaranga saccifera* Pax, Euphorbiacée myrmécophile de l'Afrique tropicale. *C.R. Ac. Sc. Paris* 169 :394-396, 1919.
- WILDEMAN (E. de) — La myrmécophilie dans le genre *Uncaria* (Rubiacées) en Afrique. *C.R. Soc. Biol. Paris* 82 :1076-1078, 1919.
- WILDEMAN (E. de) — Clerodendron à tiges fistuleuses. *C.R. Soc. Biol. Paris* 83 :582-584, 1920.
- WILDEMAN (E. de) — Sur les théories de la Myrmécophilie. *C.R. Ac. Sc ; Paris* 172(1) :124-126, 1921.
- WILDEMAN (E. de) — Quelques mots sur la myrmécophilie chez *Grumilea refractistipula* de Wild. *Ann. Soc. Sc. Bruxelles* 42 :281-286, 1923.
- WILDEMAN (E. de) — A propos de myrmécophilie. *Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.* 17(11) :1329-1332, 1931.
- WILDEMAN (E. de) — La myrmécophilie du *Randia eetveldiana* De Wild. et Dur. (Rubiacées). *Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg* 18 :52-58, 1932.
- WILLIAMS (K.S.) & L.E. GILBERT — Insects as selective agents on plant vegetative morphology : egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science* 212 :467-469, 1981.
- WILLIS (J.C.) & H.K. AIRY SHAW — A dictionary of the flowering Plants and Ferns. *Cambridge Univ. Press* 8th ed. :1245 pp., 1973.
- WILSON (E.O.) — Some ecological characteristics of ants in New Guinea forests. *Ecology* 40 :437-447, 1959.
- WILSON (E.O.) — The Insect Societies. *Harvard Univ. Press* :548 pp., 1971.
- WINKLER (H.) — Die Pflanzenwelt der Tropen. *Das Leben der Pflanzen. Stuttgart* 6 :245-523, 1913.
- WOOD-BAKER (C.S.) — An interesting plant, aphid and ant-association. *Entomol. Month. Mag.* 114 (1360-1363) :205-1979.
- WYATT (R.) — The impact of nectar-robbing ants on the pollination system of *Asclepias curassavica*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 107(1) :24-28, 1980.
- WYNIGER (R.) — Pests of crops in warm climates and their control. *Acta Tropica, Basel* :555 pp., 1962.
- YAPP (R.H.) — Two Malayan Myrmecophilous ferns, *Polypodium (Lecanopteris) carnosum* (Blume) and *Polypodium sinuosum* Wall. *Ann. Botany* 16 :185-231, 1902.
- YENSEN (N.), E. YENSEN & D. JENSEN — Intertidal ants from the gulf of California, Mexico. *Ann. Entom. Soc. Amer.* 73 :266-269, 1980.
- YEO (P.F.) — Floral allurements for pollinating insects : in *Van Emden Insect Plant Relationships* :51-57, 1973.
- YOUNG (A.M.) — Population Biology of Tropical Insects. *Plenum Press, New York* :137-171, 1983.
- ZIMMERMAN (G.J.) — Ueber die extrafloralen Nektarien der Angiospermen *Beih. bot. Zbl.* 49 :99-196, 1932.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES NOMS LATINS

- Abronia villosa*, p. 50.
Abutilon, p. 34.
Acacia, p. 17, 18, 19, 39, 47, 52, 60, 61, 62, 63, 66, 67, 68, 69, 76, 80, 81, 82, 89, 90, 91, 94, 95, 96, 97, 98, 115, 124, 146, 147, 149, 150, 152, 154, 155, 156, 157, 158, 160, 161, 162, 164, 165, 166, 171, 172, 178, 211.
A. bussei, p. 92.
A. cavenia, p. 61, 80, 82.
A. collinsii, p. 160.
A. cornigera, p. 64, 80, 82, 156, 166.
A. decurrens, p. 28.
A. drepanologium, p. 60, 92, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 156, 164.
A. fistula, p. 92, 93.
A. formicarum, p. 92.
A. hindsii, p. 60.
A. leucophloea, p. 92.
A. malacocephala, p. 92.
A. myrmecophila, p. 92.
A. saligna, p. 191.
A. seyal, p. 60, 92, 93, 164.
A. seyal fistula, p. 172.
A. spadicigera, p. 60.
A. sphaerocephala, p. 60, 63, 80, 81.
A. zanzibarica, p. 60, 92, 93, 164.
Acantholepis, p. 180.
Acanthomyops brunneus, p. 21.
Acromyrmex, p. 30, 44, 179, 183.
A. cephalotes, p. 179.
A. disciger, p. 55.
A. heyeri, p. 55.
A. lundii, p. 55.
A. octospinosus, p. 179, 185.
A. striatus, p. 55.
Acropyga, p. 177.
Acrostichum, p. 35.
Actinidiacées, p. 117.
Actinodaphne, p. 117, 127.
Actinomucor repens, p. 55.
Adenia, p. 37.
Aechmaea, p. 68.
Aechmea, p. 30, 167.
Aeschynanthus, p. 117, 134.
A. albida, p. 134.
A. angustifolia, p. 134.
Aesculus, p. 53.
Aglaomorpha, p. 117, 122.
A. heraclea, p. 122.
Agriotes, p. 39, 177.
Alchornea, p. 90, 100, 115.
A. cordifolia, p. 37, 100.
Allium, p. 53.
Allomerus, p. 43, 80, 88.
Alternaria tennis, p. 172, 176.
Alyogyne hakeifolia, p. 40, 157.
Amanita, p. 49.
Amblypelta cocophaga, p. 189, 190.
Anacardiacees, p. 117.
Anardium occidentale, p. 52.
Ancyridis, p. 159.
Anemone, p. 51.
Angelica, p. 53.
Angiopteris, p. 118.
Annona, p. 126, 190.
A. glauca, p. 33.
Annonacées, p. 117, 126.
Anochetus, p. 30.
Anogeissus leiocarpus, p. 53.
Anomma, p. 25, 48.
Anoplolepis custodiens, p. 178.
A. longipes, p. 177, 188, 189, 190.
Anthobembix, p. 117, 128.
A. hospitans, p. 128.
Anthonomus grandis, p. 188, 190.
Anthurium, p. 30.
Aphaenogaster, p. 49, 51.
A. gemella, p. 48.
Aphanamixis, p. 62, 117, 130.
A. myrmecophila, p. 130.
Aphelandra, p. 33.
A. deppeana, p. 171.
Apis, p. 53.
Apodictania, p. 187.
Arbor cornigera, p. 80.
Arbutus, p. 53.
Armillariella, p. 49.
Arianthe cordifolia, p. 65.
Arthrocladium, p. 42, 143.
Asarum, p. 51.
Asclépiadacées, p. 62, 117, 134.
Asclepias carassavica, p. 54.
Aspergillus, p. 56.
Asplenium, p. 33.

- A. nidus-avis*, p. 122.
Astragalus, p. 53.
Astronium graveolens, p. 186.
Atriplex canescens, p. 50.
Atta, p. 15, 18, 30, 43, 44, 46, 47, 55, 74, 76, 86, 95, 136, 157, 179, 180, 182, 183, 184, 185, 212.
A. capiguara, p. 179.
A. cephalotes, p. 43, 44, 45, 47, 55, 179, 186.
A. insularis, p. 43, 56, 179.
A. laevigata, p. 179, 185.
A. landotti, p. 179.
A. sexdens, p. 44, 45, 179, 185.
A. vallenweideri, p. 45, 55.
Attamyces bromatificus, p. 56.
Atini, p. 56.
Azteca, p. 23, 29, 30, 32, 59, 63, 69, 71, 74, 76, 78, 84, 86, 88, 105, 153, 156, 158, 162, 169, 179.
A. alfari, p. 76.
A. alitrix, p. 30.
A. babifera, p. 23.
A. brevicornis, p. 83.
A. duroiae, p. 77.
A. longiceps, p. 85, 86.
A. mülleri, p. 67, 74, 103, 161.
A. paraensis, p. 180.
A. tonduzi, p. 72.
A. traili, p. 29, 69, 88.
A. ulei, p. 30, 88.
A. velox, p. 72, 172.
Bacillus thuringensis, p. 186.
Bambusa, p. 57.
Banksia, p. 38, 40, 140, 157, 190.
B. media, p. 190.
Bargellinia, p. 55.
Barteria, p. 62, 82, 90, 103, 106, 112, 113, 116, 149, 153, 159, 161, 162, 170, 211.
B. dewevri, p. 105.
B. fistulosa, p. 91, 102, 105, 152.
B. nigrilitana, p. 104, 105.
B. sayanxii, p. 105.
Bertiera, p. 114, 115.
B. simplicicaulis, p. 114.
Bignoniacées, p. 90, 106.
Bixa orellana, p. 157.
Bombax, p. 58.
Borreria, p. 88.
B. verticillata, p. 88.
Brachymyrmex heeri, p. 88.
Bracon greeni, p. 187.
Bradypus tridactylus, p. 76.
Brunfelsia, p. 35.
Buchnerodendron, p. 90, 102.
B. speciosum, p. 102.
Bunchosia gaudichaudina, p. 65.
Burenella dimorpha, p. 187.
Calamus, p. 117, 122, 124.
C. amplexus, p. 60, 125.
Caloncoba laurentii, p. 102.
Calophyllum, p. 140.
Calophysa, p. 60, 61, 62.
Calotropis, p. 52, 54.
Calycanthus, p. 67.
Camellia, p. 54.
Camponotus, p. 21, 25, 29, 30, 69, 76, 88, 122, 123, 125, 130, 139, 141, 159, 169, 170, 173, 178, 180, 188.
C. acupimensis, p. 188.
C. angulatus, p. 130.
C. clerodendri, p. 134.
C. contractus, p. 123.
C. femoratus, p. 29, 30, 32.
C. folicola, p. 32.
C. foraminosus, p. 111.
C. formiciformis, p. 26.
C. herculeanus, p. 21, 182, 187.
C. inaequalis, p. 60.
C. korthalsiae, p. 123.
C. ligniperdus, p. 182.
C. maculatus, p. 156, 164, 182.
C. maculatus pallidus, p. 140.
C. mitis, p. 125.
C. planatus, p. 39, 82.
C. pubescens, p. 182.
C. quadriceps, p. 130.
C. rufoglaucus, p. 97.
C. scutellaris, p. 182.
C. sexgutatus, p. 78.
C. senex, p. 25, 26.
Canavalia ensiformis, p. 186.
Cangetta, p. 143.
Canthium, p. 57, 62, 90, 112, 113, 147, 159.
C. connata, p. 112.
C. galbiflora, p. 112.
C. laurentii, p. 112.
C. setosum, p. 112.
C. subcordatum, p. 112.
Capsicum frutescens, p. 52.
C. quadrisectus, p. 139.
Casuarina, p. 139, 143, 161.
C. nodiflora, p. 148.
Cataglyphis bicolor, p. 187.
Cataulacus pilosus, p. 113.
C. traegaardhi plectroniae, p. 113.
C. weissi, p. 113.
Catopsis, p. 68.
C. berteroniana, p. 167.
Cautleya, p. 51.
Cecropia, p. 17, 18, 19, 57, 59, 61, 62, 63, 64, 66, 67, 69, 74, 75, 76, 77, 90, 105, 108, 109, 149, 150, 153, 154, 156, 158, 159, 162, 164, 165, 169, 170, 171, 172, 211.
C. adenopus, p. 63, 74, 75, 77, 79, 103, 108, 161.
C. concolor, p. 170.
C. lyratiloba, p. 63, 76.
C. obtusifolia, p. 63.
C. peltata, p. 63, 76, 158, 162, 165, 169.
C. sciadophyla, p. 63, 76, 170.
Chaenactis fremontii, p. 50.
Chalcoponera, p. 181.
Chalcura deprivata, p. 187.
Cheloner, p. 181.

- Chelidonium*, p. 51.
Chisocheton, p. 62, 117, 130.
C. lasiocarpus, p. 130.
C. pachyrachis, p. 130.
Clibadium microcephalum, p. 23.
Citrus, p. 23, 24, 27, 177, 178, 179, 180, 184, 188.
Cladium, p. 58.
C. jamaicense, p. 73.
Cladotrichum microsporum, p. 43.
Claytona, p. 51.
Clerodendron paniculatum, p. 27.
Clerodendron, p. 18, 19, 33, 35, 36, 39, 57, 59, 67, 90, 91, 92, 102, 107, 108, 109, 112, 115, 117, 118, 134, 145, 147, 149, 155, 162, 164, 166, 178.
C. angolense, p. 107.
C. auleatum, p. 34.
C. breviflos, p. 134.
C. capitatum, p. 107, 165.
C. excavatum, p. 107.
C. fallax, p. 33, 35, 134, 149, 156, 164.
C. fistulosum, p. 134, 163, 164.
C. formicarum, p. 107, 165.
C. fragans, p. 35, 36, 37, 38, 100, 107, 164.
C. grandifolium, p. 107.
C. inerme, p. 36.
C. infortunatum, p. 36.
C. mymecophilum, p. 134.
C. paniculatum, p. 33.
C. siphonanthus, p. 164.
C. speciosissimum, p. 107.
C. thomsonae, p. 107.
Clidemia, p. 68, 148, 172.
Coccoloba, p. 57, 62, 68, 78.
C. parimensis, p. 78.
C. uvifera, p. 58, 78.
Cocos nucifera, p. 25.
Coccus viridis, p. 177, 179.
Conchophyllum, p. 137.
Codonanthe, p. 30, 31, 32.
C. calcaratus, p. 30.
C. cramfolia, p. 30.
C. uleana, p. 29.
Codonanthopsis, p. 30, 32.
Cola, p. 37, 62, 90, 91, 101, 113, 115, 147, 159, 174.
C. cordifolia, p. 101.
C. dewevrei, p. 101.
C. laurentii, p. 101, 106.
C. laurifolia, p. 101.
C. marsupium, p. 37, 59, 101, 102, 104, 147.
C. nitida, p. 101.
Colobobsis, p. 21.
C. culmicola, p. 24.
C. etiolata, p. 22.
Colobus satanus, p. 152.
Copium, p. 107.
Cordia, p. 58, 68, 85, 86, 148, 166, 172, 211.
C. alliodora, p. 85, 86.
C. gerascanthus, p. 86, 87.
C. nodosa, p. 86, 88.
Cordyceps, p. 173.
C. lloydii, p. 173.
Corydalis, p. 51.
Corynocarpus, p. 53.
Costus, p. 73.
C. woodsonii, p. 39.
Coussapoa, p. 57, 76, 159.
Crematogaster, p. 30, 32, 37, 63, 64, 65, 72, 74, 78, 84, 92, 94, 95, 96, 97, 105, 107, 110, 111, 115, 123, 129, 130, 131, 135, 138, 140, 141, 158, 161, 162, 165, 169, 170, 171, 178, 180, 181.
C. africana, p. 60, 67, 100, 113, 159.
C. africana laurentii, p. 112, 113.
C. africana schumanniplos, p. 105.
C. africana winkleri, p. 111, 113.
C. arizonensis, p. 170.
C. armandi, p. 72.
C. brevis, p. 135.
C. castanea, p. 95.
C. daisyi, p. 132.
C. depressa, p. 170, 180.
C. difformis, p. 120, 135, 139, 141.
C. excisa andrei, p. 110, 113.
C. excisa impressa, p. 105, 161.
C. impressa, p. 23.
C. impressiceps, p. 105, 113.
C. impressimica, p. 161.
C. laurentii, p. 113.
C. limata, p. 30, 72, 73.
C. longispina, p. 30.
C. mimosae, p. 96, 97, 156.
C. nigriceps, p. 96, 97, 156.
C. obstinata, p. 113, 153.
C. rugosa, p. 111.
C. schenckii, p. 32.
C. sjöstedti, p. 96, 97.
C. stratula, p. 105, 161, 191.
C. trentsi, p. 180.
C. yappi, p. 120.
Cryptantha angustifolia, p. 50.
Cryptocerus, p. 65.
Cryptogame cellulaire myrmecophile, p. 45.
Cuviera, p. 57, 62, 86, 90, 113, 114, 147, 159.
C. angolensis, p. 161.
Cyathea, p. 118.
Cyclamen, p. 51.
Cyphomyrmex, p. 43, 44.
C. costatus, p. 55.
C. rimosus, p. 55.
Cyrtosperma, p. 67.
C. senegalense, p. 23.
Dacrydium, p. 140.
Daemonorops, p. 62, 117, 125.
D. jenkinsianus, p. 125.
Danais, p. 54.
Decacrema borneensis, p. 131.
Delpydora, p. 90, 109.
D. macrophylla, p. 109.
Dendrochilium, p. 120.
Desmidospora myrmecophilla, p. 173.
Diabrotica, p. 74.
Diacrum, p. 68, 71.

- D. bicornutum*, p. 71, 72.
Diatraea saccharalis, p. 188.
Dimeromyces formicicola, p. 173.
Dimorphomyces, p. 173.
Dinemellia dinemelli, p. 96.
Dioscorea, p. 174.
Dipodomis, p. 49.
Diponera, p. 23.
Dipsacus, p. 52.
Diptères Tachinidae, p. 187.
Dipterocarpus, p. 123.
Dischidia, p. 51, 59, 60, 61, 62, 117, 118, 121, 135, 137, 143, 145, 146, 148, 166, 167.
D. benghalensis, p. 137.
D. clavata, p. 136.
D. coccinea, p. 136.
D. complex, p. 135, 136.
D. davidii, p. 136.
D. digitiformis, p. 136.
D. gaudichaudii, p. 136.
D. hirsuta, p. 136.
D. imbricat, p. 136.
D. merguiensis, p. 136.
D. nummularia, p. 135, 136, 148.
D. pectonoides, p. 135.
D. pseudobenghalensis, p. 136.
D. rafflesiana, p. 59, 118, 135, 136, 137, 159, 167, 168, 171.
D. shelfordii, p. 135.
D. timorensis, p. 135.
Disporum, p. 51.
Dithyrea californica, p. 50.
Dolichoderus, p. 30, 32, 122.
D. bispinosus, p. 72.
D. bituberculatus, p. 78, 135, 164, 188, 189.
Dorylus, p. 182.
Drosophila, p. 166.
Drynaria, p. 61, 117, 118, 120, 122.
D. fortunei, p. 122.
D. laurentii, p. 122.
D. quercifolia, p. 122.
D. rigidula, p. 121.
Dryocopus lineatus, p. 171.
Duroia, p. 37, 58, 62, 68, 88, 140.
D. dioica, p. 88.
D. hirsuta, p. 88.
D. petiolaris, p. 88.
D. saccifera, p. 60, 88.

Eciton, p. 43, 180, 182.
E. dulcius, p. 187.
Ectozoma, p. 30.
Ehrétiacées, p. 62.
Elasmosoma berolinense, p. 187.
E. petulaus, p. 187.
Eliphyra, p. 28.
Endospermum, p. 57, 62, 117, 118, 127, 130.
E. formicarum, p. 58, 130, 131.
E. moluccanum, p. 130.
Engramma denticulatum, p. 113.
E. kholi, p. 101, 102, 113.
E. lujae, p. 102.
Epidendrum, p. 68, 72.

E. imatophyllum, p. 72.
Epitaberna, p. 90, 103.
E. myrmoeia, p. 112.
Erythrina, p. 140.
E. fusca, p. 53.
E. poeppigiana, p. 53.
Eucalyptus, p. 49, 140, 179, 190.
E. regnans, p. 50.
Eucharis adscendens, p. 187.
E. scutellaris, p. 187.
Euphorbia esula, p. 54.
Euphorbiacées, p. 62, 83, 90, 100, 117, 130.
Eurytoma, p. 86.
Euxesta, p. 39.

Fagraea, p. 62, 117, 133.
F. auriculata, p. 133.
F. borneensis, p. 133.
F. imperialis, p. 133.
Ficus, p. 30, 58, 117, 126, 151.
F. inaequalis, p. 126.
F. subinflata, p. 126.
Flacourtiacées, p. 90, 102, 117, 132.
Formica, p. 21, 40, 173, 187.
F. argentea, p. 53.
F. fusca, p. 187.
F. lugubris, p. 189.
F. neorufibarbus, p. 54.
F. pallidefulva, p. 54.
F. polycetena, p. 187, 189.
F. rufa, p. 51, 176, 187, 189.
F. sanguinea, p. 187.
F. subsericea, p. 28.
Fougères, p. 61.
Fremontia, p. 53.

Galoncoba, p. 90.
Gardenia, p. 62, 112.
G. imperialis, p. 37, 60, 90, 104, 111, 112, 115.
G. physophylla, p. 112.
Gentianacées, p. 62, 85.
Geraea canescens, p. 50.
Gerascanthus, p. 86.
Gertrudia, p. 117, 132.
G. amplifolia, p. 132.
Gesneriacées, p. 117, 134.
Glauz maritima, p. 52.
Gloriosa, p. 35.
Gnetum, p. 65.
Gonothalamus, p. 117, 126, 126.
G. ridleyi, p. 54, 127.
Grammatophyllum, p. 59, 62, 117, 125.
G. generosum, p. 125.
G. speciosum, p. 125.
Grevillea, p. 54.
Grumilea, p. 90, 113.
G. venosa, p. 113.
Grumilea refractistipula, p. 113.
Gymnopholus, p. 173.

Heinsia, p. 90, 112.
H. myrmoeia, p. 112.

- Helianthus*, p. 212.
Helichrysum bracteatum, p. 40.
H. viscosum, p. 40.
Heliconia psittacorum, p. 53.
Heliconius, p. 212.
Heliothis, p. 76, 190.
Helopeltis, p. 189.
Hemilecanium recurvatum, p. 113.
Hemileia vastarix, p. 176.
Hemitelia, p. 118.
Hepatica, p. 51.
Hernaria, p. 52.
Hibiscus, p. 37, 152.
H. rosa-sinensis, p. 53.
Hippobrome longiflora, p. 53.
Hirtella, p. 43, 60, 68, 79.
H. physophora, p. 79.
Hockingia, p. 97.
H. curiosa, p. 95, 96.
Holcaspis cinerosus, p. 22.
Holostachyum, p. 118.
Hormiscium myrmecophilum, p. 173.
Hoya, p. 62, 117, 137.
H. carnosa, p. 137.
H. imbricata, p. 136, 137.
H. macrophylla, p. 137.
H. multiflora, p. 137.
H. oblongocutifolia, p. 137.
H. parasitica, p. 137.
Humboldtia, p. 57, 62, 98, 117, 129.
H. laurifolia, p. 129, 171.
Hydnophytum, p. 15, 17, 19, 42, 59, 61, 62, 117, 124, 128, 139, 140, 141, 142, 143, 147, 148, 150, 153, 154, 155, 156, 158, 164, 165, 166.
H. amboinense, p. 150.
H. petiolatum, p. 141.
Hymenaea courbaril, p. 47, 185.
Hymenoptères Braconidae, p. 187.
H. Eucharitidae, p. 187.
Hypocera tristis, p. 103.
Hypochrysops, p. 143.

Icterus, p. 171.
Impatiens, p. 35.
Inga, p. 190.
I. densiflora, p. 190.
I. punctata, p. 190.
Ipomoea carnea, p. 160.
I. pandurata, p. 37.
Iridomyrmex, p. 167, 178, 181, 191.
I. cordatus, p. 161, 191.
I. göpperti, p. 177.
I. humilis, p. 181, 182.
Iris, p. 73.
Isaria, p. 173.
Isnus, p. 97.
I. petasus, p. 95, 96.

Jeffersonia, p. 51.
Juglans, p. 57.

Kapala terminalis, p. 187.

Keinsia murmoecia, p. 103.
Kibara, p. 57, 117, 128.
K. formicarum, p. 128.
Kigelia, p. 90, 106.
K. africana, p. 106.
Korthalsia, p. 60, 62, 117, 122, 123, 124.
K. angustifolia, p. 58, 123.
K. cheto, p. 123.
K. echinometra, p. 123.
K. flagellifera, p. 123.
K. horrida, p. 60.
K. scaphigera, p. 123.
K. scortechinii, p. 123.

Laboulbenia, p. 173.
L. camponoti, p. 173.
L. formicarum, p. 173.
Lachnodiella cecropiae, p. 76.
Lannea, p. 117.
L. coromandelica, p. 133.
Lantana, p. 35.
Larex, p. 51.
Larrea divaricata, p. 50.
Lasius, p. 32, 35, 164, 178.
L. alienus, p. 182, 187.
L. emarginatus, p. 164.
L. flavius, p. 182.
L. fuliginosus, p. 42.
L. neoniger, p. 187.
L. umbratus mixto-umbratus, p. 173.
Lathraea, p. 34.
Latiblatella, p. 71.
Lauracées, p. 62, 78, 117, 127.
Leandra, p. 68.
Lecanopteris, p. 59, 117, 120, 145, 148, 159, 166, 211.
L. carnosa, p. 119, 120, 121.
L. curtisii, p. 61, 120.
L. depurioides, p. 120.
L. macleayii, p. 120.
L. mirabilis, p. 121.
L. pumila, p. 120.
L. sinuosa, p. 120.
L. spinosa, p. 120.
Leea, p. 65.
L. hirsutus, p. 65.
Légumineuses, p. 62, 90, 117.
Lema, p. 72.
Lentinus, p. 55.
Leonardoxa africana, p. 157.
Leptiota, p. 55.
Leptothorax, p. 170, 182.
L. cervorum, p. 22.
L. tuberuma, p. 22.
Leucocoprinus gongylophorus, p. 43.
Leucophloea, p. 99.
Libocedrus, p. 140.
Liphyra, p. 28.
Litchi sinensis, p. 52.
Locellina Mazzuchii, p. 55.
Luzula, p. 51.

Mabea, p. 68, 83.

- Macaranga*, p. 19, 57, 60, 62, 63, 64, 66, 90, 91, 100, 117, 130, 145, 146, 149, 153, 154, 158, 159, 165, 170, 211.
M. caladiifolia, p. 58, 64, 131.
M. cornuta, p. 158.
M. formicarum, p. 132.
M. griffithiana, p. 132, 158.
M. hendelloti, p. 100.
M. heterophylla, p. 100.
M. hosei, p. 132, 158.
M. hulletii, p. 132.
M. hypoleuca, p. 64, 131, 132, 158.
M. kingii, p. 158.
M. mangayi, p. 158.
M. saccifera, p. 60, 67, 100, 101, 104, 114, 115.
M. schweinfurtii, p. 100.
M. triloba, p. 64, 131, 132, 158.
Macromischoides aculeatus, p. 188, 191.
Macrotermitinae, p. 46.
Maieta, p. 37, 59, 61, 62, 68, 84, 147, 148, 150.
M. guianensis, p. 84.
M. tococoides, p. 84.
Malvastrum exile, p. 50.
Marasmiellus, p. 49.
Marckea, p. 30, 87.
Mattesia geminata, p. 187.
Medinilla, p. 62, 117, 133.
M. disparifolia, p. 133.
M. loheri, p. 133.
Megachile, p. 43.
Melaleuca, p. 140.
Melampyrum, p. 51.
Mélastomacées, p. 62, 83, 117, 133.
Méliacées, p. 62, 117, 130.
Melissotarsus titubans, p. 23.
Mentzelia, p. 38.
M. veatchiana, p. 50.
Meranoplus, p. 181.
Merinthosorus, p. 118.
Messor, p. 47, 48, 180.
M. barbatus, p. 51, 180, 181.
Miconia, p. 68.
M. bailloniana, p. 85.
Microdesmis, p. 90, 100.
M. puberula, p. 100.
Microphysca, p. 60, 62, 68, 148.
Microsorium, p. 120.
Mimetes, p. 181.
M. cucullatus, p. 181.
Moellerius, p. 55.
Monimiacées, p. 117, 128.
Monomorium, p. 30, 32, 35, 129, 159, 181, 185.
M. destructor, p. 141.
M. floricola, p. 72.
M. minutum, p. 141.
M. pharaonis, p. 182, 185.
Moracées, p. 62, 117, 126.
Musanga, p. 165, 169, 170, 181.
M. cecropiodes, p. 76, 169.
Myozetes similis, p. 172.
Mymelachista, p. 88.
Myrcolecanium kibarae, p. 128.
Myristica, p. 57, 62, 127.
M. euryocarpa, p. 127.
M. heterophylla, p. 127.
M. myrmecophila, p. 127.
M. subululata, p. 127.
Myristicacées, p. 62, 117, 127.
Myrmecina, p. 173.
Myrmecodia, p. 15, 17, 19, 31, 42, 59, 62, 67, 90, 117, 128, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 145, 155, 156, 158, 161, 162, 164, 166, 167, 211.
M. alta, p. 138.
M. brassii, p. 140.
M. lamii, p. 140.
M. rumphii, p. 150.
M. Schlechteri, p. 139.
M. selebica, p. 140.
M. tuberosa, p. 167.
Myrmecolax borgmeiri, p. 187.
Myrmeconauclea, p. 117, 138.
Myrmecophila, p. 120.
Myrmedona, p. 62, 117, 141.
M. arfakiana, p. 141.
M. naumanni, p. 141.
Myrmelachista, p. 180.
Myrmephytum, p. 62, 117, 141, 143.
M. becarii, p. 141.
M. selebicum, p. 141.
Myrmica, p. 32, 182.
Myrmicocrypta, p. 44.
M. buenzlii, p. 55.
Myrmidone, p. 60, 61, 62, 68, 148.
Myrmobrachys, p. 25.
Myristica, p. 117.
Nauclea, p. 57, 62, 90, 109, 110, 111, 115, 117, 137, 138.
N. celebica, p. 138.
N. cytropoda, p. 138.
N. formicaria, p. 138.
N. lanceolata, p. 137.
N. sambucinus, p. 111.
N. strigosa, p. 138.
N. vanderghuchtii, p. 111.
Naucleaceae, p. 90, 117, 137.
Nematocrema, p. 24.
Neonauclea, p. 117.
Neoponera villosa, p. 71.
Népenthacées, p. 117, 128.
Nepenthes, p. 117, 128, 140, 147, 167.
N. bicalcarata, p. 59, 128, 129.
Newbouldia, p. 90, 106.
N. laevis, p. 106.
Nidularium, p. 30.
Norantea, p. 58.
Ochroma, p. 63.
O. pyramidale, p. 39, 66.
Ocotea, p. 62, 68, 115.
O. bullata, p. 115.
Ocototea pedalifolia, p. 27.

- Odontomachus*, p. 30.
O. haematodes, p. 187.
O. punctulatus, p. 122.
Oecophylla, p. 25, 124, 156, 170, 177, 178, 190.
O. longinoda, p. 23, 24, 25, 27, 28, 103, 172, 179, 180, 188, 189, 191.
O. smaragdina, p. 24, 25, 26, 28, 40, 179, 186, 188, 189, 190.
O. virescens, p. 25.
Oenothera clavaeformis, p. 50.
Orasema, p. 187.
O. crassa, p. 187.
O. minutissima, p. 187.
O. robertsoni, p. 187.
O. wheeleri, p. 187.
Orchidacées, p. 71, 117.
Orchidées épiphytes, p. 62.
Oribius, p. 31.
Orthocarpus pusillus, p. 52.
Ossaea, p. 68.
Pachycentria, p. 62, 117, 133.
P. macrorrhiza, p. 133.
P. microstyla, p. 133.
Pachysima, p. 82, 103, 105, 106, 152, 153, 159, 161, 162, 170.
P. aethiops, p. 91, 103, 105, 112, 156, 161.
P. latifrons, p. 91, 103, 105, 161.
P. spininoda, p. 112.
Palmées, p. 117.
Palmiers, p. 62.
Pandacées, p. 90, 100.
Pantorhytes, p. 190.
Paratemnus ellingseni, p. 186.
Paratrechina, p. 159.
P. longicornis, p. 141.
Passer iagoensis, p. 172.
Passiflora, p. 38, 212.
P. edulis, p. 53.
P. incarnata, p. 40.
Passifloracées, p. 62, 90, 103.
Patima, p. 68, 88.
P. formicaria, p. 88.
Pectocarya recurvata, p. 50.
Pannisetum, p. 181.
Peperonia, p. 30.
Pheidole, p. 39, 63, 66, 73, 74, 78, 84, 139, 159, 162, 169, 178, 181.
P. biconstricta, p. 190.
P. bicornis, p. 66, 69, 74, 162.
P. carbonaria, p. 187.
P. dentata, p. 187.
P. javana, p. 122.
P. megacephala, p. 140, 156, 164, 178, 182, 188, 189, 191.
P. pallidula, p. 187.
Phialocadus zsoldii, p. 56.
Philodendron, p. 30.
Phoradendron flavescens, p. 170.
Photinopteris, p. 118.
Phyllocactus, p. 30.
Phymatodes, p. 61, 117, 118, 120.
P. crustacea, p. 119.
P. lomarioides, p. 119.
P. sinuosa, p. 118.
Physoclada, p. 86.
Pinguicula, p. 167.
Piper, p. 39, 62, 66, 68, 74, 117, 125.
P. auritum, p. 74.
P. cenoclodum, p. 66, 74, 126.
P. fimbriulatum, p. 74.
P. imperiale, p. 74.
P. methysticum, p. 74.
P. myrmecophilum, p. 126.
P. nigrum, p. 74.
P. obliquum, p. 74.
P. sagittifolium, p. 74.
Pipéracées, p. 74, 117, 125.
Pithecellobium, p. 37.
P. macradenium, p. 40.
Plagiolepis longiceps, p. 181.
P. mediorufa, p. 101.
Planococcus citris, p. 179.
Plantago insularis, p. 50.
Platycerium, p. 118.
P. bifforme, p. 122.
Platymiscium, p. 58, 68, 83.
Plectronia, p. 86.
Pleopeltis, p. 61.
Pleurothyrium, p. 62, 68, 79.
P. cuneifolium, p. 79.
Podocarpus, p. 140, 155.
Poecilomyrma myrmecodiae, p. 139, 159.
Pogonomyrax, p. 49, 51.
Poleminium viscosum, p. 54.
Polybotrya, p. 118.
Polygonacées, p. 62, 77.
Polygonum cascadenae, p. 53.
Polypodiacées, p. 117, 118.
Polypodium, p. 35, 59, 61, 68, 118, 119.
P. bifrons, p. 68.
P. brunei, p. 68.
P. crustacea, p. 118.
P. imbricatum, p. 118.
P. leiorhizon, p. 118.
P. lomarioides, p. 118.
P. myriolepis, p. 188.
P. purrholepis, p. 118.
P. rosei, p. 118.
P. sanctae-rosae, p. 118.
P. sarcopus, p. 118.
P. schomburgkianum, p. 71.
P. sinuosa, p. 118.
P. sinuosum, p. 119.
P. tyssanolepis, p. 118.
Polyrhachis, p. 21, 25, 26, 178.
P. simplex, p. 26.
Polytrichum, p. 172.
Populus, p. 37.
Poroniopsis Bruchi, p. 55.
Potaliacées, p. 62, 117, 133.
Pourouma, p. 63, 68, 76, 77, 159.
P. guianensis, p. 77.
Prosopis, p. 82.
Prunus, p. 37.

- P. populus*, p. 35.
Pseudacteon, p. 187.
Pseudococcus citri, p. 103.
Pseudolasius gowdeyi, p. 179.
Pseudometagea schwarzi, p. 187.
Pseudomyrma, p. 81.
Pseudomyrmex, p. 63, 64, 80, 82, 83, 105, 152, 162.
P. belti, p. 82, 160.
P. elongata, p. 73.
P. fiebrigi, p. 80.
P. flavidula, p. 73.
P. gracilis, p. 22, 78, 82, 164.
P. nigropilosa, p. 160.
P. picta, p. 83.
P. sericea, p. 78.
P. triplaridis, p. 105.
P. venefica, p. 160.
Pseudoterapterus wayi, p. 24.
Psychotria, p. 117, 141.
P. myrmécophila, p. 141.
Pteridium, p. 118.
Ptéridophytes, p. 68, 117, 118.
Pteris aquilina, p. 35.
Pterocarpus, p. 58.
Pterocladon, p. 58, 68.
Pterospermum, p. 65.
P. javanicum, p. 65.
Publilia reticulata, p. 28.

Quercus, p. 37.
Q. emoryi, p. 170.
Q. fusiformis, p. 179.

Randia, p. 57, 90, 111, 112.
R. eetveldeana, p. 67.
Remijia, p. 62, 68, 88.
R. physophora, p. 88.
Rickia, p. 173.
R. wasmanni, p. 173.
Rhizomorpha formicarum, p. 55.
Rhizophora, p. 140.
Rhododendron, p. 53.
Robinia pseudacacia, p. 28.
Rosa, p. 37, 44.
Roscoea, p. 51.
Rothmannia, p. 90, 111, 115.
R. eetveldeana, p. 111.
R. lujae, p. 111.
R. macrocarpa, p. 111.
R. myrmecophyta, p. 111.
R. whitefieldii, p. 111.
Rozites gongylophora, p. 43, 47, 55, 186.
Rubiaceae, p. 62, 87, 90, 111, 117, 138.
Rubus, p. 44, 88.
Ruprechtia, p. 57, 58, 78.
R. jamesoni, p. 78.
Russula, p. 49.

Sahlbergella singularis, p. 190.
Saissetia zanzibarensis, p. 180.
Sambucus, p. 58.
Sanguinaria, p. 51.

Sapium, p. 58, 68, 83.
Sapotacées, p. 90.
Sarcocephalus, p. 90, 110.
Sarracenia, p. 59.
Saurania, p. 117, 132.
Scaphopetalum, p. 37; 62, 90, 91, 102, 113.
S. dewevrei, p. 102.
S. thonneri, p. 59, 102, 115, 159.
Schizaspidia convergens, p. 187.
Schomburgkia, p. 59, 62, 68, 71, 164.
S. tibicinis, p. 71.
Schotia, p. 57, 90, 98, 115.
S. africana, p. 98, 99.
Sclerolobium, p. 62, 68, 83.
S. odoratissimum, p. 83.
Scolytodes elongatus, p. 23.
Scrophulariacées, p. 117, 134.
Semonius, p. 96.
Septobasidium, p. 49.
Sericomyrmex, p. 44.
Sextus, virescens, p. 28.
Silene, p. 52.
Solenopsis, p. 30, 159, 182, 187, 190, 212.
S. corticolis, p. 88.
S. daggueri, p. 187.
S. germinata, p. 69.
S. invicta, p. 28, 180, 182, 183, 184, 187, 188, 190.
S. parabioticus, p. 30.
S. richteri, p. 180, 187.
Solenopteris, p. 59, 61, 68, 69, 119, 148, 166, 211.
S. bifrons, p. 69.
S. bismarckii, p. 69, 70.
S. brunei, p. 61, 69, 170.
S. tuberosum, p. 69.
Sophora, p. 53.
Sphecomyrma, p. 156.
Sphodromantis, p. 97, 98.
Spinotarsus, p. 190.
Spondias nobbin, p. 186.
Sopritrichum minimum, p. 173.
Squamellaria, p. 117, 141, 142.
Stenamma, p. 22.
Sterculiacées, p. 62, 90, 101.
Stereospermum, p. 90, 106.
S. dentatum, p. 106.
Stichotrema wigodzenski, p. 187.
Stictococcus formicarius, p. 103.
Stilbula cynipiformis, p. 187.
Stilbum, p. 173.
Strepsistères, p. 187.
Streptocalyx, p. 30.
Strongygaster globula, p. 187.
Strumigenys, p. 159.
Succinea concisa, p. 96.
Syagrus, p. 97.
S. koullmannensis, p. 97.
S. ortabiensis, p. 97.
Symmeria, p. 68, 78.
S. paniculata, p. 78.
Symydobius oblongus, p. 177.

- Tachia*, p. 58, 62, 68, 86.
Tachigalia, p. 58, 68, 82, 83.
T. caripes, p. 83.
T. formicarum, p. 83.
T. ptychophysca, p. 113.
Tachymyrmex, p. 44.
Tapinoma, p. 32, 78, 95, 129, 130, 159, 162.
T. melanocephalum, p. 141.
T. minutum, p. 165.
Technomyrmex, p. 129, 159.
T. albipes, p. 118.
T. bicolor textor, p. 25.
T. hypoclinoides, p. 113.
Terminalia, p. 140.
Tetramorium, p. 159.
T. aculeatum, p. 113.
T. coespitum, p. 180.
T. meressei, p. 113.
T. simillimum, p. 182.
Tetraponera, p. 92, 95.
T. anthracina, p. 105, 161.
T. benzigi, p. 106.
T. mocquerysi, p. 105, 161.
T. oberbacki, p. 105, 161.
T. ophtalmica, p. 105, 161.
T. prelli, p. 105, 161.
Thelohania solenopsae, p. 187.
Theobroma cacao, p. 52.
Theraptus, p. 189.
Thymelaécées, p. 117, 132.
Tilia, p. 53.
Tillandsia, p. 60, 68, 72, 148, 162, 166, 167, 211.
T. bulbosa, p. 72, 73.
T. butzii, p. 72.
T. caput-medusae, p. 72.
Tococa, p. 37, 59, 61, 62, 68, 69, 84, 147, 148, 150, 154, 155, 162, 164, 166, 172.
T. guianensis, p. 84, 147.
T. lancifolia, p. 24.
T. pterocalyx, p. 61.
Trillium, p. 51.
Trinia, p. 52.
Triplaris, p. 57, 61, 62, 68, 78, 82, 105, 162, 165, 172.
T. americana, p. 78, 162, 164.
T. macombii, p. 78.
Turnera ulmifolia, p. 51, 53.
Tyridiomices formicarum, p. 55.
Ulex, p. 51.
Uncaria, p. 57, 62, 90, 109, 115, 147.
U. africana, p. 109, 110.
U. gambir, p. 109.
Uniola paniculata, p. 73.
Uragoga, p. 91, 113.
Uvularia, p. 51.
Vanduzeei arquata, p. 28.
Vanqueriopsis, p. 90, 114, 115.
Verbénacées, p. 62, 90, 107, 117, 134.
Veromessor, p. 61.
V. pergandei, p. 49, 50.
Vicia, p. 34.
Viola, p. 48, 51, 52.
V. odorata, p. 51.
Viscaria, p. 52, 59.
Vitex, p. 57, 62, 82, 90, 91, 107, 108, 109, 115, 134, 147, 153, 161, 165.
V. agelaefolia, p. 108.
V. gaudensis, p. 108, 109.
V. grandiflora, p. 108.
V. staudtii, p. 108, 161.
V. thyrsiflora, p. 108.
Viticicola, p. 109, 153.
V. tessmanni, p. 65, 82, 91, 108, 109, 161, 162.
Vitis vinifera, p. 65.
Vollenhovia, p. 159.
Wasmannia auropunctata, p. 39, 187, 189, 190.
Welwischii, p. 102.
Wendlandia, p. 174.
Wightia, p. 117, 134.
W. borneensis, p. 134.
Wikstroemia, p. 117.
W. alta, p. 132.
Wittmackia, p. 68.
Wyeomyia, p. 167.
Xylaria micrura, p. 55.
Xylocopa, p. 52, 54.
Zygophyllum, p. 48.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	11
PRÉFACE	13
INTRODUCTION	15
 Chapitre I. — HISTORIQUE DES PLANTES A FOURMIS	17
Chapitre II. — FOURMIS ET PLANTES. LES HABITANTS DES GALLES, DU BOIS DES FORÊTS. LES FOURMIS TISSEUSES. RELATIONS INDIRECTES PLANTES-FOURMIS	21
1. LES FOURMIS DES GALLES ET DES FORÊTS	21
2. LES OECOPHYLLES OU FOURMIS TISSEUSES	23
3. RELATIONS INDIRECTES PLANTES-FOURMIS	27
Chapitre III. — LES JARDINS DE FOURMIS ET LES NECTAIRES EXTRAFLORAUX	29
1. LES JARDINS DE FOURMIS	29
2. LES NECTAIRES EXTRAFLORAUX	33
Chapitre IV. — LES ASSOCIATIONS LÂCHES. LES ASSOCIATIONS OBLIGATOIRES. LES JARDINS DE CHAMPIGNONS. LA NUTRI- TION VÉGÉTALE DES FOURMIS. LES FOURMIS MOISSON- NEUSES. LA MYRMÉCOCHORIE. LA POLLINISATION	42
1. LES ASSOCIATIONS LÂCHES	42
2. LES ASSOCIATIONS OBLIGATOIRES	43
3. LA NUTRITION VÉGÉTALE DES FOURMIS	47
4. LES FOURMIS MOISSONNEUSES	49
5. LA MYRMÉCOCHORIE	51
6. LA POLLINISATION	52
Chapitre V. — CLASSIFICATION ET RÉPARTITION DES MYRMÉ- COPHYTES. LES CORPS NOURRICIERS. LES DOMATIES	57
1. CLASSIFICATION ET RÉPARTITION DES MYRMÉCOPHYTES	57
a) Cavités caulinaires	57
b) Tubercules, bulbes, pseudobulbes, racines et structures bulbaires	59
c) Ascides ou poches sur feuilles ou pétiole. Structures foliaires	59
d) Espaces entre ou sous les feuilles	60
e) Epines et structures stipulaires	60

f) Gousses	60
g) Galles	61
2. LES CORPS NOURRICIERS	62
a) Corps mülleriens	63
b) Corps beltiens	63
c) Corps beccariens	64
d) Corpuscules perliformes	64
e) Moëlle et autres tissus végétaux	67
3. LES DOMATIES	67
Chapitre VI. — LES PLANTES AMÉRICAINES	68
1. PTÉRIDOPHYTES	68
2. ORCHIDACÉES	71
3. BROMÉLIACÉES	72
4. AUTRES MONOCOTYLÉDONES	73
5. PIPERACÉES	74
6. URTICACÉES	74
7. POLYGONACÉES	77
8. LAURACÉES	78
9. CHRYSOBALANACÉES	79
10. LÉGUMINEUSES	80
11. EUPHORBIACÉES	83
12. MÉLASTOMACÉES	83
13. EHRÉTIACÉES	85
14. GENTIANACÉES	85
15. SOLANACÉES	87
16. RUBIACÉES	87
CONCLUSION	89
Chapitre VII. — LES PLANTES AFRICAINES	90
1. LÉGUMINEUSES	91
2. EUPHORBIACÉES	100
3. PANDACÉES	100
4. STERCULIACÉES	101
5. FLACOURTIACÉES	102
6. PASSIFLORACÉES	103
7. BIGNONIACÉES	106
8. VERBÉNACÉES	107
9. SAPOTACÉES	109
10. NAUCLÉACÉES	109
11. RUBIACÉES	111
CONCLUSION	115
Chapitre VIII. — LES PLANTES D'ASIE TROPICALE ET D'OCÉANIE	117
1. PTÉRIDOPHYTES : POLYPODIACÉES	118
2. PALMAE	122

3. ORCHIDACÉES	125
4. PIPÉRACÉES	125
5. MORACÉES	126
6. ANNONACÉES	126
7. MYRISTICACÉES	127
8. LAURACÉES	127
9. MONIMIACÉES	128
10. NÉPENTHACÉES	128
11. LÉGUMINEUSES	129
12. MÉLIACÉES	130
13. EUPHORBIACÉES	130
14. ACTINIDIACÉES	132
15. FLACOURTIACÉES	132
16. THYMÉLAÉACÉES	132
17. ANACARDIACÉES	133
18. MÉLASTOMACÉES	133
19. POTALIACÉES	133
20. VERBÉNACÉES	134
21. SCROPHULARIACÉES	134
22. GESNÉRIACÉES	134
23. ASCLÉPIALOACÉES	134
24. NAUCLÉACÉES	137
25. RUBIACÉES	138
CONCLUSION	145
Chapitre IX. — ÉVOLUTION ET MORPHOLOGIE DES STRUCTURES. LEUR PRÉADAPTATION AUX FOURMIS. THÉORIE DE LA MYRMÉCOPHILIE	
1. ÉVOLUTION ET MORPHOLOGIE DES STRUCTURES	146
2. PRÉADAPTATION DES STRUCTURES	149
3. THÉORIE DE LA MYRMÉCOPHILIE	150
Chapitre X. — SYMBIOSE ET COMMENSALISME. LES FOURMIS- HÔTES. LES MYRMÉCOPHYTES HORS DE LEUR PAYS D'ORIGINE	
1. COÉVOLUTION, SYMBIOSE ET COMMENSALISME	154
2. VARIÉTÉ DES ADAPTATIONS	158
3. LES FOURMIS-HÔTES	159
4. LA MYRMÉCOPHILIE HORS DU PAYS D'ORIGINE DES PLANTES	164
Chapitre XI. — PHYSIOLOGIE DE L'ABSORPTION PAR LES PLANTES. PROBLÈMES DIVERS. LES OISEAUX ET LES FOURMIS. LES PLANTES ENNEMIES DES FOURMIS. LES ACA- RODOMATIES	
1. PHYSIOLOGIE DE L'ABSORPTION PAR LES PLANTES	166
2. PROBLÈMES DIVERS	169

3. LES OISEAUX ET LES FOURMIS	171
4. LES PLANTES ENNEMIES DES FOURMIS	172
5. LES ACARODOMATIES	173
Chapitre XII. — IMPORTANCE DES FOURMIS EN AGRICULTURE. MODIFICATION DU SOL. MOYENS DE LUTTE. LUTTE BIOLO- GIQUE ET FOURMIS. LUTTE INTÉGRÉE	176
1. IMPORTANCE DES FOURMIS EN AGRICULTURE	176
2. MODIFICATION DU SOL	182
3. MOYENS DE LUTTE	183
4. LUTTE BIOLOGIQUE	186
5. LUTTE INTÉGRÉE DES FOURMIS	191
PLANCHES	193
CONCLUSIONS	213
REMERCIEMENTS	216
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	217
INDEX DES NOMS LATINS	241
TABLE DES MATIÈRES	251

ACHEVÉ D'IMPRIMER EN FÉVRIER 1986
SUR LES PRESSES
DE L'IMPRIMERIE DE NEMOURS
77140 NEMOURS
DÉPÔT LÉGAL 1^{er} TRIMESTRE 1986
N° D'IMPRIMEUR 1317

